



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

**Transporte de carbono y evasión de CO₂ a lo largo del río Usumacinta, un sistema
fluvial tropical**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

José Daniel Cuevas Lara

TUTOR PRINCIPAL:

Dr. Javier Alcocer Durand - FES Iztacala, UNAM

COMITÉ TUTOR:

Dra. Ana Carolina Ruiz Fernández - ICMYL, UNAM

Dr. Felipe García Oliva – IIES -, UNAM

Dr. Alfonso Lugo Vázquez- FES Iztacala, UNAM

Dr. Enrique Arturo Cantoral Uriza – UMDI/FCiencias, UNAM

ASESOR EXTERNO:

Dr. Jorge Ramírez Zierold - FCiencias, UNAM

Ciudad Universitaria, CD. MX., abril, 2023



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

“Lo que parece no llega a existir ni tiene fin... sino sólo mezcla y separación de lo que ha sido mezclado.”

— *Empedocles (c.450BC), citado por Alfred Lotka (1925) en Elements of Physical Biology*

Agradecimientos

Al Programa de Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, por apoyar mi formación en la ciencia y posibilitar completar mis estudios de doctorado.

Al CONACYT por la beca que me otorgaron durante mis estudios de doctorado.

A los proyectos FORDECYT-CONACYT 273646 “Fortalecimiento de las capacidades científicas y tecnológicas para la gestión territorial sustentable de la Cuenca del Río Usumacinta y su Zona Marina de Influencia (CRUZMI), así como su adaptación ante el cambio climático”, PAPIIT IN216818 “Flujos de carbono, nutrientes y sedimentos en un sistema lótico tropical”, PINCC 2020 y PINCC 2021 “Cuerpos acuáticos epicontinentales: papel en la dinámica del carbono y emisiones de gases de efecto invernadero en México”, UNAM-PAPIIT IN207721 “Procesos biogeoquímicos que influyen la estequiometría elemental C:N:P en diferentes ecosistemas terrestres mexicanos, COOPA20433 “Contribución del neotrópico acuático continental a las emisiones de gases de efecto invernadero” y COOPA20472 “Los grandes ríos del neotrópico y su contribución al ciclo de carbono global” y a los programas de Investigación en Cambio Climático, UNAM y Ministerio de Ciencia e Innovación, Consejo Superior de Investigaciones Científicas de España Project por el apoyo financiero.

Al Dr. Javier Alcocer Durand por el apoyo que me brindo durante mis estudios de doctorado, desarrollo de esta tesis y las publicaciones asociadas.

A Dra. Ana Carolina Ruiz Fernández, Dr. Alfonso Lugo Vázquez, Dr. Felipe García Oliva, Dr. Enrique Arturo Cantoral Uriza y Dr. Jorge Ramírez Zierold por formar parte del comité tutor y jurados y brindarme observaciones y apoyo para el desarrollo del proyecto y de la tesis. Especialmente al Dr. Felipe García Oliva por brindarme apoyo en la elaboración de las publicaciones y facilitar parte de la investigación en el Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM.

Al Dr. Salvador Sánchez Carrillo por su apoyo y valiosos comentarios en el desarrollo de las publicaciones.

A Daniela Cortés-Guzmán por su ayuda con el análisis de isótopos estables en GEOTOP.

A Rodrigo Velázquez por su ayuda con el procesamiento de nutrientes.

A Daniela Cortés-Guzmán, Luis A. Oseguera, Ismael Soria-Reinoso, Jorge Ramírez, y Julio Díaz que ayudaron en la colecta y procesamiento de los datos.

A la Fundación Natura y Ecosistemas Mexicanos AC por el apoyo en la logística del muestreo en la estación biológica de Chajul.

A mi familia y amigos por el apoyo durante mis estudios.

CONTENIDO

RESUMEN	6
ABSTRACT	8
PRODUCTOS DERIVADOS DE LA INVESTIGACIÓN	10
1. INTRODUCCIÓN GENERAL	13
2. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN	18
3. HIPÓTESIS	19
4. OBJETIVOS	20
CAPÍTULO I: PATRONES ESPACIALES DE LA VARIACIÓN HIDROLÓGICA DEL C EN UN SISTEMA FLUVIAL CON ESTACIONALIDAD TROPICAL	22
CAPÍTULO II: FUENTES DE CARBONO ORGÁNICO PARTICULADO A TRAVÉS DE UNA RED FLUVIAL TROPICAL: APROXIMACIÓN DESDE UN MODELO DE MEZCLA BAYESIANO	61
CAPÍTULO III: PROCESAMIENTO DE LA MATERIA ORGÁNICA POR PARTE DEL PLANCTON MICROBIANO DEL RÍO USUMACINTA	87
CAPÍTULO IV: VARIACIÓN ESTACIONAL DE LA PRESIÓN PARCIAL Y EVASIÓN DE CO₂ A LO LARGO DEL RÍO USUMACINTA	123
5. DISCUSIÓN GENERAL	157
REFERENCIAS	161
6. CONCLUSIONES GENERALES	164

Resumen

El efecto que el régimen estacional hidrológico (i.e. cambios de la precipitación pluvial y el caudal) causa en la dinámica del carbono (C) en los ríos tropicales es crucial para los ciclos biogeoquímicos y el balance global del C en los ecosistemas acuáticos. Diversas investigaciones han documentado ampliamente la susceptibilidad de las cuencas de drenaje tropicales a la variación hidrológica (p. ej., estacionalidad hidroclimática), aunque los nuevos escenarios de cambio climático e impactos antrópicos han creado la necesidad de reevaluar el impacto del cambio. Este trabajo examina cómo los cambios del paisaje (i.e., geomórficos y de cobertura terrestre [que son los tipos de tierra física en una región según lo definido por la NOAA y CORINE]) modifican los efectos de la estacionalidad hidrológica sobre el suministro, transporte y procesamiento del C en el sistema fluvial del río Usumacinta, Chiapas–Tabasco, que drena una cuenca tropical hidrológica, fisiográfica, y geológicamente relevante (la más grande) en América del Norte. A lo largo de la red fluvial y de acuerdo con la estacionalidad tropical (temporadas de lluvias y secas), esta tesis evalúa:

1) la variación de la concentración y el flujo del carbono orgánico e inorgánico en fracciones particulada (COP y CIP) y disuelta (COD y CID) y su relación con los rasgos geomórficos y la cobertura terrestre en la cuenca;

2) las fuentes del COP (i.e., terrestres/alóctonas vs acuáticas/autóctonas),

3) la relación entre la mineralización potencial del C por parte de la comunidad microbiana y la composición de la materia orgánica disuelta (MOD); y

4) la relación del transporte de COD (procesamiento pasivo/conservador vs activo) con la presión parcial ($p\text{CO}_2$) y emisión de CO_2 .

La concentración del C, especialmente orgánico y de origen alóctono, aumentó en la temporada de lluvias. Este aumento fue importante en zonas con mayor elevación, pendiente y cobertura de bosques de la cuenca media, con respecto a la fracción particulada. El cambio estacional de la

concentración del COD y CID fue opuesto, con un aumento de COD en la temporada de lluvias y de CID en la temporada de secas. Ambas relaciones incrementaron en las zonas de tierras de cultivo y los humedales. El río Usumacinta alternó su funcionamiento entre transporte y movilización del C de la cuenca media, especialmente en la fracción disuelta, con la función de retención del C en la cuenca baja; ambas funciones se acentuaron en la temporada de lluvias. 2) El COP perteneciente a la zona boscosa en la cuenca media presentó relaciones altas de COP sobre nitrógeno particulado (NP) y porcentajes bajos de C autóctono. Por otro lado, la cuenca baja tuvo relaciones bajas de COP/NP, especialmente en la temporada de secas. 3) La mineralización potencial del C se relacionó directamente con el contenido de C en la MOD mientras que 4) la pCO_2 se correlacionó positivamente con las variables asociadas al metabolismo acuático (p. ej., temperatura, COD y ORP) en la temporada de lluvias. A pesar de la influencia de la cobertura vegetal terrestre, desde los bosques a las tierras de cultivo y humedales, así como por el relieve en la variación hidrológica estacional de las fuentes y la cantidad de C, los resultados sugieren que la transición entre las cuencas media y baja promueve, en gran medida, la exportación de C hacia el océano debido al entorno hidrológico y conectividad de la red de drenaje. El COP está constituido por una mezcla de C alóctono derivado del suelo de la selva con restos de plantas terrestres, posiblemente poco degradados, y de C autóctono derivado de algas, con incrementos de la proporción algal en la cuenca baja y en la temporada de secas y de la proporción de plantas terrestres en las secciones boscosas de la cuenca media en la temporada de lluvias. Los resultados muestran la importancia de la disponibilidad de la MOD de origen alóctono en la transformación fluvial del C al restringir espacial y temporalmente la actividad metabólica acuática. Este trabajo resalta el efecto del cambio geomórfico y del uso de suelo en las diferencias estacionales del suministro, transporte y procesamiento del C y su importancia en el balance regional del C.

Abstract

The effect of the seasonal hydrologic regime (i.e., pluvial precipitation and water flow) on dynamic of carbon (C) in tropical rivers is crucial for the biogeochemical cycles and global C budget. Investigations have extensively documented the susceptibility of tropical basins to hydrological variation (e.g., hydroclimatic seasonality), although the new anthropic and climatic scenarios have created the necessity to reevaluate this condition. This work examines how the landscape changes (i.e., geomorphic and land cover changes [which indicate the physical land type as defined by NOAA and CORNIE]) modify the effects of hydrologic seasonality on the supply, transport, and processing of C in the fluvial system of the Usumacinta River, Chiapas–Tabasco, which drain a hydrologic, physiographic, and geologically relevant (i.e., largest) tropical basin in North America. Therefore, across the fluvial network and rainy and dry seasons, this thesis evaluates:

1) the concentration and flux variation of organic and inorganic carbon in their particulate (POC and PIC) and dissolved fractions (DOC and DIC) and their relationship with the geomorphic and land cover traits in the basin.

2) the POC sources (i.e., aquatic/autochthonous *vs* terrestrial/allochthonous);

3) the relationship between the potential mineralization of C by microbial communities and the elemental composition of dissolved organic matter (DOM); and

4) the relationship between the DOC transport (i.e., passive/conservative *vs* active processing) with the partial pressure ($p\text{CO}_2$) and evasion of CO_2 .

1) Concentration of C, especially organic (OC) and allochthonous–derived C, increased in the rainy season. This increase was significant in elevated steep and forested regions in the middle basin regarding the particulate fraction. The seasonal change of DOC and DIC concentrations was opposing, with a DOC increase in the rainy season and a DIC increase in the dry season. Both patterns rose considerably in the croplands and wetlands. The Usumacinta River alternated the C

transport function between C mobilization and transport in the middle basin, especially in the dissolved fraction, and C retention in the lower basin; both functions rose in the rainy seasons. 2) the OC from the forested region in the middle basin showed high POC over particulate nitrogen (PN) ratios (POC/PN) and low autochthonous-derived POC percentages. Conversely, the lower basin had low POC/PN ratios and ^{12}C depletion in the POC, especially in the dry season. 3) The potential C mineralization was directly related to C content in DOM while 4) the pCO_2 positively correlated with the aquatic metabolism variables (e.g., temperature, DOC, and ORP) in the rainy season. Despite the impact of land cover, from forests to croplands and wetlands, and the relief on the seasonal hydrologic variation of the sources and quantity of C, the results suggest the transition between the middle and lower primarily drives the C efflux to the ocean due to hydrologic setting and connectivity of the drainage network. A mixture of soil-derived C with likely incompletely degraded terrestrial plant debris and algal-derived C constituted the POC, with algal portion increments in the lower basin and dry season and terrestrial plant portion increments in forested middle basin sections in the rainy season. The results show the importance of allochthonous-derived DOM availability in the fluvial C transformations by spatially and seasonally restricting the aquatic metabolic activity. This work highlights the effect of geomorphic and land use change in the C supply, transport, and processing seasonal patterns and its relevance in the regional C budgets.

Productos derivados de la investigación

Los resultados de la presente investigación doctoral se han difundido, hoy en día, a través de 11 publicaciones de acuerdo con la siguiente relación.

Publicación	Cap. 1	Cap. 2	Cap. 3	Cap. 4
1			X	
2	X	X	X	
3	X			X
4	X	X		
5	X	X		
6	X	X		
7				X
8	X	X		
9				X
10	X			
11				X

1. Cuevas-Lara, D., García-Oliva, F. & Alcocer, J. Planktonic microbes' organic matter processing in the tropical Usumacinta River: relating elemental composition and potential carbon mineralization. *Ecosystems*, en revisión.
2. Cuevas-Lara D., Alcocer J., Cortés-Guzmán D., Soria-Reinoso, I.F., García-Oliva, F., Sánchez-Carrillo, S. & Oseguera, L.A. 2021. Particulate organic carbon in the tropical Usumacinta River, southeast Mexico: Concentration, flux, and sources. *Water* 13, 1561 <https://doi.org/10.3390/w13111561>.
3. Cuevas-Lara D., Alcocer J., Oseguera-Pérez L.A., Soria-Reinoso I., Cortés-Guzmán D., Merino-Ibarra M., Ramírez-Zierold J. y Díaz-Valenzuela J. 2019. 2.24. Transporte de carbono inorgánico a lo largo del Río Usumacinta, SE México. Pp. 371-377. En: Paz-Pellat, F. A. Velázquez y M. Rojo (Editores). *Estado Actual del Conocimiento del Ciclo del Carbono sus Interacciones en México. Síntesis a 2019. Programa Mexicano del Carbono en colaboración con el Centro Nayarita de Innovación y Transferencia de Tecnología, Universidad Autónoma de Nayarit, Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Nayarit y Stanford University-México Economía Limpia 2050-USAID. Texcoco, Estado de México, México.* 541 pp.
4. Cuevas-Lara, D., Alcocer, J., Cortés-Guzmán, D., Oseguera-Pérez, L.A. & Soria-Reinoso, I. 2020. 3.5. Estimación de la relación ZDS, turbidez, SST y COP en el río Usumacinta, México. Pp. 118-124. En: Hernández, J. M., M. Rojo., M. Fuentes., A. Velázquez y M. Bolaños (Editores). *Estado Actual del Conocimiento del Ciclo del Carbono y sus*

- Interacciones en México: Síntesis a 2020. Serie Síntesis Nacionales. Programa Mexicano del Carbono en colaboración con la Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco. Texcoco, Estado de México, México. 602 pp.
5. Cuevas-Lara, D., Cortés-Guzmán, L.A. Oseguera y J. Alcocer. 2018. 4.39 Variación de la biomasa fitoplanctónica a lo largo del Río Usumacinta durante temporadas hidrológicas contrastantes. Pp. 412-418. En: F. Paz Pellat, A. Velázquez Rodríguez y M. Rojo Martínez (eds.). Estado Actual del Conocimiento del Ciclo del Carbono y sus Interacciones en México: Síntesis a 2018. Serie Síntesis Nacionales. Programa Mexicano del Carbono en colaboración con el Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada y la Universidad Autónoma de Baja California. Texcoco, Estado de México, México. 656 pp.
 6. Oseguera, L.A., J. Alcocer, D. Cuevas & D. Guzmán. 2018. Suspended sediments content along the Usumacinta River, the Mexican tropics. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental* 34: 193-198. <https://doi.org/10.20937/2018.34.M6ISSM>. ISSN: 0188-4999. UNAM/México.
 7. Sánchez-Carrillo, S., Alcocer, J., Vargas-Sánchez, M. Soria-Reinoso, I.F., Rivera-Herrera, E.M., Cortés-Guzmán, D., Cuevas-Lara, D., Guzmán-Arias, A.P., Merino-Ibarra, M. & Oseguera, L.A. 2022. Greenhouse gas emissions from Mexican inland waters: first estimation and uncertainty using an upscaling approach. *Inland Waters* 12(2): 294-310. <https://doi.org/10.1080/20442041.2021.2009310>.
 8. Soria-Reinoso I., Alcocer J., Oseguera L.A., Cuevas-Lara D. y Cortés D. 2019. 2.12. Concentración y flujo de carbono orgánico a lo largo del río Usumacinta, México. Pp. 288-296. En: Paz-Pellat, F. A. Velázquez y M. Rojo (Editores). Estado Actual del Conocimiento del Ciclo del Carbono sus Interacciones en México. Síntesis a 2019. Programa Mexicano del Carbono en colaboración con el Centro Nayarita de Innovación y Transferencia de Tecnología, Universidad Autónoma de Nayarit, Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Nayarit y Stanford University-México Economía Limpia 2050-USAID. Texcoco, Estado de México, México. 541 pp.
 9. Soria-Reinoso, I., Alcocer, J., Oseguera L.A., Aucancela, R., Cuevas-Lara, D., Cortés-Guzmán, D., Merino-Ibarra, M., Ramírez-Zierold, J. & Díaz-Valenzuela, J. 2020. 3.1. Dinámica de la presión parcial de CO₂ a lo largo del río Usumacinta, México. Pp. 89-97. En: Hernández, J. M., M. Rojo., M. Fuentes., A. Velázquez y M. Bolaños (Editores). Estado Actual del Conocimiento del Ciclo del Carbono y sus Interacciones en México: Síntesis a 2020. Serie Síntesis Nacionales. Programa Mexicano del Carbono en colaboración con la Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco. Texcoco, Estado de México, México. 602 pp.
 10. Soria-Reinoso, I., Alcocer, J., Sánchez-Carrillo, S., García-Oliva, F., Cuevas-Lara, D., Cortés-Guzmán, D. & Oseguera, L.A. 2022. The seasonal dynamics of organic and inorganic carbon along the tropical Usumacinta River basin (Mexico). *Water* 14, 2703. <https://doi.org/10.3390/w14172703>.
 11. Soria-Reinoso, I., Sánchez-Carrillo, S., Alcocer, J., Vargas-Sánchez, M., Cuevas-Lara, D. y Oseguera, L.A. 2021. 4.1. Concentración y evasión de CO₂ en el río Usumacinta, México.

Pp. 140-148. En: Hernández A., J.M., M.G. Manzano, M.A. Bolaños y P. Ibarra (Editores). 2021. Estado Actual del Conocimiento del Ciclo del Carbono y sus Interacciones en México: Síntesis a 2021. Serie Síntesis Nacionales. Programa Mexicano del Carbono en colaboración con el Tecnológico de Monterrey. Texcoco, Estado de México, México. 640 pp.

1. Introducción general

Caracterización y transporte de carbono en los sistemas fluviales

La movilización de la materia y la energía a través del continuo acuático continente–océano interviene considerablemente en la transformación y reciclamiento de nutrientes (p. ej., C, N, y P), con implicaciones a escala global. Específicamente, la transformación y transporte del carbono (C) en los sistemas fluviales intervienen en el desarrollo de los suelos (Keller 2019), la composición y concentración de otras especies químicas en cuerpos acuáticos (p. ej., respiración y producción de materia orgánica; Likens 2010) y la variación del clima (p. ej., la movilización y oxidación de las rocas fósiles, vegetación y suelos; Berner et al. 1983; Galy et al. 2015). No obstante, el transporte de C depende de la forma y fraccionamiento de los compuestos de C que afectan la solubilidad y degradación de la materia orgánica (MO) en los sistemas fluviales. Los estudios en ambientes acuáticos convencionalmente separan las fracciones particuladas, mayores a 0.45 μm , de tipo orgánico (COP) e inorgánico (CIP), de las fracciones disueltas, menores a 0.45 μm , de tipo orgánico (COD) e inorgánico (CID; Baudo 1982; Li et al. 2017).

La distribución longitudinal y características de las formas orgánicas del C dependen de la interacción entre la exportación terrestre, producción acuática, y descomposición durante el transporte fluvial. La abrasión con el agua y con otros sólidos suspendidos y la actividad biológica (p. ej., trituración y alimentación de los macroinvertebrados acuáticos y degradación enzimática extracelular del microbioma) descomponen el COP en partículas más finas y en COD (Fisher 1977; Vannote et al. 1980). Posteriormente, la foto–oxidación por la radiación UV (Spencer et al. 2009) y la biodegradación por el metabolismo de las comunidades microbianas (Raymond et al. 2016) descomponen el COD en moléculas orgánicas simples (parcialmente oxidadas) e inorgánicas (p. ej., CO_2). Estos procesos de degradación dependen de la composición de la MO y el tipo de uso de suelo que suministra los compuestos orgánicos (Jones et al. 2016; Williamson et al. 2021) y resultan en un incremento de compuestos refractarios río abajo, i.e., compuestos resistentes a la degradación microbiana (Handa 1977; Ward et al. 2017). No obstante, procesos inversos como la

floculación del COD pueden formar COP, especialmente en estuarios debido a la producción primaria y la floculación fotoquímica (Jones et al. 2016).

El CIP y CID en los ríos deriva, principalmente, de las reacciones del CO₂ atmosférico y de la meteorización de las rocas en la superficie de la cuenca. La hidrólisis del CO₂ atmosférico forma ácido carbónico (H₂CO₃), ya sea en la humedad del aire, la interfase agua–aire o en las superficies terrestres (England et al. 2011). Como parte del ciclo carbonato–silicato, los carbonatos y silicatos derivados de los procesos metamórficos volcánicos en la corteza son expuestos a la meteorización. El H₂CO₃ lixivia los iones metálicos de estas rocas carbonatadas (p.ej., carbonatos y bicarbonatos) y no carbonatadas (p.ej., silicatos) expuestas en la superficie terrestre o en los minerales primarios de los suelos que drenan hacia los ríos Berner et al. 1983). La meteorización de la piritita también puede lixiviar y aportar cantidades significativas de carbonatos a los ríos, pero con el H₂SO₄ como disolvente (Blattmann et al. 2019). Finalmente, el metabolismo acuático puede representar una entrada considerable de CO₂ mediante la respiración de compuestos orgánicos, principalmente en los ríos de orden mayor (Hotchkiss et al. 2015), causando la emisión de CO₂ desde los cuerpos acuáticos hacia la atmosfera (“CO₂ evasion” en inglés, y que en este trabajo se empleará de manera similar como “evasión de CO₂”).

Diversos agentes hidrológicos, geológicos y biológicos (i.e., precipitación, descarga de agua, tasas de erosión y producción primaria y secundaria, degradación bacteriana de la materia orgánica) regulan la cantidad y forma del C de los sistemas fluviales (p. ej., Meybeck 1982, 2005; Ludwig 1997; Cole et al. 2007); sin embargo, existen sitios y procesos potencialmente relevantes en el procesamiento del C que no han sido considerados aún. Los humedales y llanuras de inundación, por ejemplo, tienen la capacidad de fijar y exportar C atmosférico hacia los ríos, especialmente en zonas tropicales (Abril y Borges 2019), así como retener MO (McKee et al. 2004). Esta dinámica depende de los periodos de inundación que en los trópicos son fuertemente estacionales (Opperman et al. 2017). Asimismo, el régimen hidrológico (i.e., variación en el caudal) altera el tiempo de residencia y controla la oportunidad de reacción (química o biológica) de la MO. Un tiempo de residencia mayor aumenta el procesamiento y las pérdidas de C dentro de los ríos (Battin et al. 2008; Maranger et al. 2018), mientras que un menor tiempo de residencia

limita la reactividad de los compuestos (Raymond et al. 2016). No obstante, los represamientos, el cambio de uso de suelo, el enriquecimiento de nutrientes y la urbanización han alterado el ciclo hidrológico y, probablemente, la dinámica del C (Tranvik et al. 2018; Maranger et al. 2018). Identificar las fuentes y los agentes que regulan el procesamiento del C bajo los escenarios contemporáneos (p. ej., actividades antropogénicas, el cambio climático y el calentamiento global) ayudará a entender la dinámica y el balance global del C.

Papel de los sistemas fluviales tropicales en el ciclo C

Las estimaciones mundiales del transporte y las emisiones del C fluvial utilizan principalmente información obtenida de ríos grandes localizados en zonas templadas con escasa representación de ríos tropicales. Este desequilibrio espacial restringe los modelos globales del C. Aunque el número de investigaciones de la dinámica de C en los trópicos aumentó en la última década (Geeraert et al. 2017b), aún existen zonas desconocidas con implicaciones significativas en el procesamiento y flujo de C (Regnier et al. 2013; Ward et al. 2017).

Los sistemas fluviales en la zona tropical pueden descargar cantidades considerables de C a los océanos. Las modelaciones de los flujos de sedimento fluvial estiman que los ríos tropicales pueden transportar hasta 100 veces más sedimento a los océanos que los ríos árticos (Syvitski y Milliman 2007), lo que puede incrementar la descarga de C debido a que el sedimento puede contener C (hasta 5%) en las matrices minerales (Keil y Mayer 2014). Asimismo, en trabajos previos se identifica que las cuencas con clima húmedo tropical exportan la mayor cantidad de carbono orgánico a los ríos (Meybeck 1993; Ludwig y Probst 1998). En este sentido, los bosques tropicales húmedos aportan la cantidad más alta de COD a los sistemas de transporte fluvial en comparación con otros sistemas terrestres, ya que producen el 35 % de la producción primaria neta terrestre —más que cualquier otro bioma— y almacenan aproximadamente el 25 % del carbono orgánico terrestre (Li et al. 2017). De acuerdo con Huang et al. (2012), los ríos del área tropical exportan hacia el océano entre 10^{13} – 10^{14} g C año⁻¹; de los cuales entre el 55 y 63 % es CID, entre el 63 y 66 % es COD, el 30 % es CIP y entre el 63 y 69 % es COP. Sin embargo, estas magnitudes son imprecisas debido a la poca representatividad espacial de los datos y al uso de cálculos indirectos (p. ej., descarga de sedimentos; Huang et al. 2012).

La dinámica del C en los ambientes fluviales tropicales ha sido escasamente caracterizada. Estudios anteriores han modelado la dinámica del C en función de los cambios de las condiciones físicas a lo largo de las cuencas y su efecto en el desarrollo de las redes tróficas (Vannote et al. 1980; Junk et al. 1989; Webster and Meyer 1997). Estos modelos fueron desarrollados en sitios con clima templado, con coberturas boscosas abundantes y con un régimen hidrológico poco predecible (p. ej. Frecuencia de crecidas de descarga). En contraste, las zonas tropicales cuentan, asimismo, con una cobertura considerable de climas áridos y semiáridos, en donde la cobertura arbórea y ribereña debe ser menor (Thorp et al. 2008). La precipitación en los trópicos es estacionalmente predecible debido al movimiento de la zona de convergencia intertropical (ZCIT), aunque los bosques húmedos en los trópicos también pueden impactar el régimen de precipitación (Syvitski et al. 2014). Además, los ciclos biogeoquímicos en los cuerpos acuáticos de las zonas tropicales y subtropicales son más vulnerables al crecimiento poblacional y al cambio de uso del suelo debido a la intensificación de la actividad antropogénica con respecto a otras latitudes (Maranger et al. 2018). Conocer el efecto de las actividades antropogénicas sobre el transporte del C en los sistemas fluviales requiere tomar en cuenta la estacionalidad hidrológica, que desempeña un papel clave para entender la dinámica del C a pesar de que las zonas tropicales no están bien representadas en los balances de C a nivel regional (Atkins et al. 2017).

El río Usumacinta como caso para el estudio de la dinámica del C

La cuenca del río Usumacinta es la de mayor importancia en la cuenca hidrológica Grijalva–Usumacinta, la cual pertenece a la vertiente del Golfo de México y abarca desde el norte de Guatemala hasta el sureste mexicano. La cuenca tiene un clima cálido húmedo (>90 % del territorio; Benke and Cushing 2005; Soares and García 2017) y alta esorrentía moderna, es decir, considerando los cambios antrópicos ($\approx 0.43 \text{ m año}^{-1}$; Syvitski and Milliman 2007). La red hidrológica proviene de La Sierra de los Cuchumatanes, en Guatemala, y drena hacia el territorio mexicano. En territorio mexicano, la confluencia de los tributarios principales de las subcuencas Lacantún, Chixoy y Pasión origina al río Usumacinta en la cuenca media. En la cuenca baja, el delta del río produce extensos humedales actualmente protegidos al ser designados como Reserva de la Biosfera “Pantanos de Centla”. Finalmente, el río Usumacinta desemboca al sur del Golfo de

México tras la confluencia artificial con el río Grijalva. Esta confluencia alcanza el 7° orden de complejidad, esto es, el máximo de la secuencia de Strahler (CONAGUA 2018b), y lo posiciona como el río tropical más caudaloso de México y Centro América y el décimo en Norte América con un caudal de $2,678 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (Benke y Cushing 2005; CONAGUA 2018^a).

El río Usumacinta recorre dos unidades geomorfológicas principales: una unidad alta con tres formaciones montañosas importantes (Cuchumatanes, Sierra Madre de Chiapas y los Altos de Chiapas) compuestas por rocas con silicatos (diorita y granito) y principalmente carbonatas (calizas y dolomitas); y una unidad baja con planicie costera constituida de rocas sedimentarias carbonatadas de formación lacustre y aluvial (West et al. 1985; Marshall 2007). La cuenca media presenta abundantes cañones kársticos (Saavedra Guerrero et al. 2015), mientras que la cuenca baja tiene lomeríos suaves y abundantes depresiones. Con relación a la vegetación terrestre, existen diferentes regiones predominantes: bosque subtropical de coníferas y latifoliadas en la cuenca alta (p. ej., pino–encino; INEGI, 2018); bosque tropical de selva alta perennifolia y mediana subperennifolia en la cuenca media (de la Maza 2015^a); y selva mediana y baja con praderas de pastos, matorral y palmar en las llanuras de la cuenca baja e hidrófitas (p. ej., popal, tular, jacinto y sargazo) y halófitas (mangle) en los pantanos de la cuenca baja. Existen 18 áreas de reserva natural en la cuenca representando aproximadamente 69 % de la superficie ($\approx 60,000 \text{ km}^2$; CONAGUA 2018b). No obstante, la deforestación y pérdida de la vegetación nativa siguen ocurriendo incluso dentro de las reservas (De La Rosa-Velázquez et al. 2017; Gallardo-Cruz et al. 2021).

En este sentido, el sistema fluvial en la cuenca del río Usumacinta cuenta con un rango hidrológico, fisiográfico y geológico útil para explorar la variación de la concentración, tipos y el transporte del C debido a que presenta: 1) una de las mayores redes de ríos tropicales y humedales en el norte y centro América (INE 2000; March and Castro 2010), 2) una marcada estacionalidad tropical (lluvias y secas) con cambios del caudal considerables (Arreguín-Cortés et al. 2014) y la influencia de ciclones tropicales, que causan una precipitación por unidad de área y pulsos de inundación especialmente altos en los trópicos (Syvitski et al. 2014); 3) diversos relieves como mesetas, depresiones, montañas y planicies con ambientes de denudación, disolución y

acumulación de materia (Solís-Castillo et al. 2014); y 4) cambios graduales del uso de suelo y vegetación a lo largo de la cuenca.

La presente tesis se presenta en formato de artículos individuales que responden a las preguntas de investigación, objetivos e hipótesis. De esta manera, cada capítulo cuenta todos los componentes correspondientes a un artículo (i.e., introducción, metodología, resultados, discusión).

2. Pregunta de investigación

Esta investigación está dirigida a entender los factores que influyen en el transporte del C en el río Usumacinta, un sistema fluvial con estacionalidad hidrológica tropical (i.e., temporada de lluvias y secas). En particular, se busca entender qué efecto tiene el cambio entre la temporada de lluvias y secas en la concentración, procesamiento y fuentes del C a lo largo de la red hidrológica respondiendo las siguientes preguntas organizadas en capítulos:

- Capítulo 1: ¿Qué impacto tienen los cambios geomórficos y de cobertura terrestre sobre la variación estacional de la concentración y transporte de las formas del C (COP, COD, CIP y CID)?
- Capítulo 2: ¿Cómo cambia espacial y temporalmente la proporción de C autóctono con respecto al C alóctono? ¿Cómo varían las fuentes de COP con respecto a las condiciones climático/hidrológicas a lo largo del río?
- Capítulo 3: ¿Cuál es la relación entre la concentración y composición de la materia orgánica disuelta (MOD) con la capacidad potencial de mineralización del C por parte de la comunidad microbiana a lo largo del río? ¿Cómo influye la estacionalidad tropical en esta relación?
- Capítulo 4: ¿Cuál es la magnitud de la evasión de CO₂ y cómo varía a lo largo del río y en condiciones climático/hidrológicas contrastantes?

3. Hipótesis

Estudios en ríos templados y tropicales señalan que el aumento en el caudal promueve la conectividad lateral y la exportación de agua y materia hacia las planicies de inundación, mientras que la reducción del caudal disminuye la conectividad del río con su entorno terrestre (Junk et al. 1989; Junk 2001). De acuerdo con Keller (2019), durante eventos de flujo alto de agua, la erosión hídrica en las primeras capas del suelo (con restos de vegetación o materia orgánica) transporta cantidades elevadas de COD hacia los ríos. En contraste, el aporte de flujo base de agua (i.e., aporte subterráneo en temporadas secas), erosiona horizontes más profundos de suelo con mayor contenido de CID. Con base en lo anterior, se plantean las siguientes hipótesis:

H1. *Concentración del C* (Capítulo 1). Las áreas con mayor relieve y cobertura de bosques tendrán una influencia mayor en la variación estacional de la concentración del C particulado en comparación con otras características espaciales al favorecer la erosión en la cuenca. A su vez, las áreas impactadas por la agricultura y por los humedales aumentarán la variación estacional de la concentración del C disuelto al favorecer el procesamiento del carbono orgánico.

H2. *Fuentes del COP* (Capítulo 2). Los paisajes de mayor relieve y área forestal en la cuenca media aumentarán la proporción de COP alóctono en comparación con la cuenca baja en donde la velocidad de la corriente menor y turbidez baja aumentará la producción fotosintética de COP autóctono. Asimismo, la erosión y arrastre de material terrestre en la temporada de lluvias aumentará la concentración de COP alóctono en la cuenca en general.

H4. *Mineralización potencial del C* (Capítulo 3). Se espera que la capacidad de mineralización del C por la comunidad microbiana se relacione directamente con la proporción del C respecto a la disponibilidad de N y P, la cual deber ser mayor en la zona boscosa relacionado con el aporte de compuestos ricos en carbono orgánico como la lignina (Shi et al. 2018) y debido a un alto metabolismo basal para obtener nutrientes limitantes (C, N, P). También se espera que esta relación sea mayor en la temporada de lluvias debido a la erosión de la vegetación terrestre.

H5. *Evasión de CO₂* (Capítulo 4). Se anticipa que los tramos del río que presenten un comportamiento activo en el procesamiento del COD, especialmente con la remoción del COD, producirán CO₂, incrementando la presión parcial (pCO₂) en el río y promoviendo el flujo (F_{CO₂}) o evasión de CO₂. Este comportamiento (i.e., evasión) será mayor en la temporada de lluvias debido a que la turbidez y disponibilidad de sustratos (MOD) relativamente altas favorecerán la actividad heterotrófica de los macroorganismos.

4. Objetivos

El objetivo de esta investigación fue evaluar la variación de la concentración de las distintas formas de C, las fuentes de carbono orgánico y la evasión de CO₂ en el sistema fluvial (río Usumacinta y sus principales tributarios) en la porción mexicana que abarca la cuenca media y baja hasta la desembocadura en el sur del Golfo de México, en dos temporadas hidrológicas contrastantes (lluvias y secas). Asimismo, se buscó determinar la asociación de la variación de la concentración de las diferentes formas de C con los procesos bióticos y abióticos a lo largo del río y en la cuenca. Específicamente, se buscó:

- Capítulo 1. Determinar la relación de la variación espacial y estacional de la concentración del COP, COD, CIP y CID con la variación fisicoquímica del río [temperatura, oxígeno disuelto, pH, conductividad eléctrica, turbidez, concentración de clorofila “a” (Clor-a) y sólidos suspendidos totales (SST)], los rasgos geomórficos y la cobertura terrestre en la cuenca hidrográfica.
- Capítulo 2. Rastrear el cambio espacial y estacional de las posibles fuentes de carbono orgánico mediante la identificación de las proporciones isotópicas del COP ($\delta^{13}\text{C}$ -COP), la proporción C/N, la concentración de Clor-a y de SST en las temporadas de lluvias y secas.
- Capítulo 3. Evaluar la relación de la mineralización potencial del carbono orgánico con los cambios en las proporciones C/N/P de la MOD entre las temporadas de lluvias y secas en las cuencas media y baja.

- Capítulo 4. Evaluar la presión parcial de CO₂ a lo largo del trayecto del río, determinar los patrones de evasión y/o captura del CO₂ y determinar si la variación de la pCO₂ está relacionada con la dinámica de las variables ambientales del río.

Capítulo I: Patrones espaciales de la variación hidrológica del C en un sistema fluvial con estacionalidad tropical

Introducción

Los sistemas fluviales son una de las principales rutas de exportación de C de los ambientes terrestres hacia los océanos. Datos recientes evidenciaron diversas fugas de C en esta ruta reflejadas en la evasión del CO₂ (Battin et al. 2009). De hecho, registros a nivel global han identificado un aumento de la evasión del CO₂ en los últimos años con zonas más activas en los sistemas tropicales (Raymond et al. 2013; Wehrli 2013), creando la necesidad de identificar los procesos biogeoquímicos que afectan el transporte del C en estos ambientes. A pesar de su poca representatividad en comparación con los estudios realizados en sistemas templados y boreales, los sistemas fluviales tropicales se han propuesto como objeto de estudio para entender el acoplamiento de los ciclos elementales bajo escenarios de crecimiento poblacional y cambio de uso de suelo acelerado (Maranger et al. 2018). Estas actividades humanas deben impactar no solo el transporte fluvial del C sino también su variación asociada con el régimen hidrológico tropical.

La variación estacional de la concentración de las diferentes formas de C (COP, CIP, COD y CID) responde a la estacionalidad hidrológica definida principalmente por los cambios de la precipitación pluvial, escorrentía y caudal en los ambientes lóticos tropicales (Lewis 2008). Las cuencas tropicales exhiben generalmente dos temporadas hidrológicas contrastantes al año regidas por la zona de convergencia intertropical: lluvias y secas (también reportadas como temporada húmeda y seca). El aumento de escorrentía y descarga en la temporada de lluvias, por ejemplo, usualmente aumenta la concentración del COP, CIP y COD debido a la erosión de la materia en la cuenca (p. ej., del suelo y vegetación), pero puede reducir la concentración del CID mediante la dilución de HCO₃⁻ (Hope et al. 1994; Meybeck 2005). Por otro lado, la temporada de secas puede favorecer otras fuentes y procesos que influyen sobre la cantidad de C transportada dentro del río. La disminución del flujo promueve la fijación de C orgánico mediante la producción primaria acuática (Kiran et al. 2021) y la evasión del C a través de la respiración (They et al. 2017); la pérdida o ganancia del C depende del balance entre la actividad autotrófica y heterotrófica en el

tramo del río. La composición isotópica de C ($\delta^{13}\text{C}$) junto con cambios en la concentración del C ha evidenciado cambios estacionales de las fuentes del CID, con contribuciones altas de la mineralización del COD y el intercambio atmosférico del CO_2 en ambientes terrestres en la temporada de secas (Shin et al. 2011; Nkoue Ndondo et al. 2021). No obstante, el régimen hidrológico es sensible a las actividades humanas en las cuencas, lo cual debe impactar la variación hidrológica estacional de la concentración del C en los sistemas fluviales (Tranvik et al. 2018; Maranger et al. 2018).

El incremento de las actividades humanas ha alterado el funcionamiento de los sistemas fluviales en las últimas décadas. El aumento concomitante del cambio de uso de suelo y la carga de nutrientes reflejan, en particular, esta alteración (Park et al. 2018). Por ejemplo, las descargas de aguas residuales desde zonas urbanas pueden verter directamente COD, CID y otros nutrientes en los ríos promoviendo la producción del COP mediante la estimulación del crecimiento algal (Daniel et al. 2002; Tanaka et al. 2021). Datos químicos e isotópicos en los ríos que drenan cuencas con rocas plutónicas revelan que el 40 % de la materia disuelta transportada proviene de actividades antropogénicas, con mayor contribución de la agricultura (hasta 31 % de la materia) en periodos de flujo alto (Grosbois et al. 2001). Estudios en ríos templados que drenan áreas kársticas también asocian las prácticas de ganadería y agricultura con un incremento de las concentraciones de COD (Ren et al. 2016) y CID (Raymond et al. 2008; Barnes and Raymond 2009). No obstante, estudios recientes señalan que las áreas agrícolas, debido al bajo almacenamiento de C en sus suelos, reducen la exportación de COD hacia los ríos en comparación con otras zonas con coberturas de bosques y turberas (Duan et al. 2007; Liu and Wang 2022), que cuentan con una producción primaria terrestre y rendimiento de COD (en toneladas métricas por área al año: $\text{t km}^2 \text{ año}^{-1}$) altos a nivel mundial (Li et al. 2017). Por estas razones, es necesario diferenciar el efecto de las actividades antropogénicas de los procesos naturales que impactan las concentraciones del COP, CIP, COD y CID en los ríos.

Este estudio aborda la pregunta ¿cómo la fisiografía y “cobertura terrestre” (*land cover*) afectan a la variación estacional (lluvias vs secas) de la concentración del C en el continuo fluvial de una cuenca tropical? Se espera que: 1) la extensión del relieve de montaña (i.e., elevado con pendientes

pronunciadas) y la cobertura de bosques en el área de captación aumenten la variación estacional de la concentración del C orgánico en comparación con otras coberturas terrestres en la cuenca al favorecer la erosión y arrastre de materia orgánica (i.e., *flushing effect*) en la temporada de lluvias, y 2) la extensión de la agricultura y de los humedales en el área de captación aumenten la variación estacional de la concentración de C disuelto al favorecer el procesamiento del C orgánico (p.ej., producción y degradación) en relieves de llanura y depresión (i.e., bajo y plano). Para ello, (1) se evaluó la relación de los rasgos geomórficos (i.e., elevación, pendiente, área de captación y longitud del curso), cobertura terrestre y características fisicoquímicas (i.e. caudal, profundidad máxima, velocidad de la corriente, temperatura, concentración de oxígeno disuelto, pH, conductividad eléctrica, potencial redox, concentración de sólidos suspendidos totales y clorofila-a) del río con la variación de la concentración de las formas del C (COP, CIP, COD y CID) asociada con la estacionalidad tropical considerando dos escalas: subcuencas tributarias y cuenca del río Usumacinta (i.e. media y baja); y (2) se identificaron los cambios en el transporte (flujo) de las distintas formas del C entre la cuenca media y baja del río Usumacinta.

Materiales y Métodos

Área de estudio

Los muestreos se realizaron en el sistema fluvial del río Usumacinta dentro de la porción mexicana (cuencas media y baja) (latitud: 14° 55'–18° 35'N, longitud: 21° 20'–94° 15'O). La precipitación y temperatura en la cuenca varía entre 8 y 30 °C y 1500 a 5000 mm, respectivamente (Benke and Cushing 2005; Soares and García 2017). Climas tropicales de bosque húmedo, monzónico y de sabana se distribuyen del sur al norte de la cuenca (Peel et al. 2007). Presenta un régimen hidrológico anual con dos periodos contrastantes: un periodo de alta precipitación entre junio y octubre (temporada de lluvias), mientras que de noviembre a abril hay poca precipitación (temporada de secas, TS). Intra e interanualmente, los ciclos de ENOS y ciclones tropicales también intensifican la precipitación y escorrentía en la región; se ha estimado que la escorrentía en la cuenca es alta comparada con otras cuencas a nivel mundial ($>0.43 \text{ m año}^{-1}$; Syvitski and Milliman 2007). La cuenca del río Usumacinta (77,000 km²) es parte de la cuenca Grijalva–Usumacinta (112,550 km²), en donde los ríos Grijalva (600 km) y Usumacinta (1,100 km) drenan

desde la zona montañosa en Guatemala en el sur hasta la desembocadura en el Golfo de México en el norte. La descarga media anual de la cuenca Usumacinta–Grijalva es $100 \times 10^6 \text{ km}^3$, de la cual 64 % corresponde al río Usumacinta (Arreguín-Cortés et al. 2014).

La cuenca del río Usumacinta está caracterizada por formaciones kársticas y bosques tropicales. La región de la cuenca media tiene un relieve de 2100 m s.n.m. en promedio y exhibe formaciones de rocas graníticas, caliza y dolomita y selvas alta perennifolia y mediana subperennifolia, y la planicie costera es parte de una gran plataforma carbonatada con poca elevación e (Marshall 2007; de la Maza 2015b). Existen 18 áreas de reserva natural en la cuenca ($\approx 60,000 \text{ km}^2$; CONAGUA 2018b). No obstante, la deforestación ha provocado pérdidas de vegetación nativa incluso en las reservas naturales (Gallardo-Cruz et al. 2021).

Muestreo

Para comparar el cambio estacional de la concentración del C, se realizaron dos campañas de muestreo en dos temporadas contrastantes: una durante la temporada de lluvias (octubre–noviembre del 2017) y otra durante la temporada de secas (abril del 2018). Se seleccionaron y estudiaron 18 sitios distribuidos a lo largo del sistema fluvial desde la cuenca media (sitios: M1–M10) hasta la cuenca baja (B1–B8) para evaluar los rasgos geomórficos, las condiciones fisicoquímicas del agua y la cobertura terrestre. Dentro de los sitios, se consideraron las confluencias con los principales tributarios (Lacantún [M1–M5], Chixoy [M6], La Pasión [M7] y San Pedro [B1]) y la bifurcación con el principal distributario cerca a la desembocadura (San Pedro–San Pablo). Los sitios se ordenaron *a priori* en cuatro categorías según la configuración de drenaje del sistema fluvial (Tabla 1). Por logística y representación hidrológica, se establecieron sitios de muestreo 2 km antes (uno por cada vertiente) y 2 km después de cada confluencia.

Tabla 1 Sitios de muestreo del sistema fluvial del río Usumacinta.

Río	Clave	Localización (latitud/longitud)	Categoría
Ixcán	M1	704125.7/1780259.56	Sub–tributario
Chajúl	M2	719171.35/1779436.51	Sub–tributario

Río	Clave	Localización (latitud/longitud)	Categoría
Lacantún	M3	727447.46/1800847.51	Sub-tributario
Tzendales	M4	726645.46/1803796.66	Sub-tributario
Lacantún-Tzendales	M5	727348.47/1804438.21	Tributario
Chixoy	M6	761791.99/1823067.03	Tributario
Pasión	M7	762781.28/1823957.36	Tributario
Chixoy-Pasión	M8	760437.83/1823425.31	Tributario
Frontera Corozal	M9	724452.78/1861443.64	Cauce principal
Boca del Cerro	M10	1926618.09/659999.45	Cauce principal
San Pedro	B1	667737.27/1964685.76	Tributario
Balancán	B2	666946.09/1963958.9	Cauce principal
San Pedro-Balancán	B3	665737.69/1964577.83	Cauce principal
Jonuta	B4	583111.07/2023774.51	Distributivo
Usumacinta	B5	548765.43/2028089.42	Cauce principal
Grijalva	B6	535708.51/2031933.61	Tributario
Grijalva-Usumacinta	B7	537012.32/2035427.73	Cauce principal
San Pedro-San Pablo	B8	557937.63/2056382.94	Distributivo

Nota: Las coordenadas geográficas (m) están en UTM estándar (zona 15). Sub-tributario: corriente que converge en un tributario; Tributario: corriente que converge en corriente principal; Distributivo: corriente que diverge de la corriente principal.

El perfil transversal batimétrico de cada sitio se midió con una sonda acústica Garmin modelo GPSMap 526S Sounder (precisión 95 %) para obtener el área y caudal del cauce. Se ubicaron tres puntos equidistantes en la sección: uno al centro y dos en cada lado (1/3 del transecto); excepto en ríos pequeños (un punto al centro). En cada punto, se obtuvo un perfil vertical con registros de temperatura, concentración de oxígeno disuelto (OD), pH, conductividad eléctrica (i.e., K_{25} , conductividad a 25 °C) y potencial redox (ORP) usando una sonda multiparamétrica Hydrolab modelo DS5. Se reportó la media aritmética para cada variable. A 1/3 de profundidad del perfil, se tomaron las muestras de agua con una botella de muestreo tipo Van-Dorn y se midió la velocidad de la corriente (v , $m\ s^{-1}$) por triplicado con un correntómetro Swoffer 3000. Las muestras

de agua se transportaron al laboratorio en botellas de polietileno de alta densidad y se filtraron después del muestreo (6–8 h) para medir las concentraciones de los sólidos suspendidos totales (SST), clorofila a (Clor-a), COP y CIP.

Métodos analíticos en el laboratorio

La concentración de SST se midió por gravimetría (método 2540 para sólidos, APHA 2017). La muestra se filtró al vacío y en duplicado en filtros de microfibra de vidrio con tamaño de poro de 0.7 μm (Whatman, GF/F) previamente calcinados (550 °C/4 h) y pesados; después, los filtros se secaron (50 °C/48 h) y pesaron nuevamente. Se removieron las partículas gruesas poco representativas en el transporte fluvial (p. ej., nadadores grandes) filtrando la muestra previamente por una malla de 100 μm . La concentración Clor-a se determinó por fluorescencia (445.0 de EPA, Arar and Collins 1997): la muestra se filtró al vacío y en triplicado en filtros GF/F (0.7 μm) y se almacenó en oscuridad y frío (-20 °C) hasta su análisis; después, cada filtro se colocó en tubos de centrifugado con 10 ml de acetona (10 %) y se almacenó entre 12 y 24 h en oscuridad a 4 °C para extraer el pigmento; los tubos se centrifugaron (2700 rpm/15 min) y se midió la Clor-a en el sobrenadante con un fluorómetro digital (Turner Designs 10-AU).

Carbono particulado. La muestra se filtró al vacío y por duplicado en filtros GF/F (0.7 μm) previamente calcinados (550 °C/4 h) para eliminar cualquier contaminación orgánica. Los filtros se acidificaron con HCl (10 %) para eliminar los carbonatos en la muestra (Ran et al. 2013), se secaron a 60 °C y se mantuvieron en oscuridad y frío (-10 °C) hasta su análisis. El contenido de C en los filtros se midió en un analizador elemental (Carlo Erba NC2100). El procedimiento para medir la concentración del COP se repitió para medir la concentración del carbono total particulado (CTP) manteniendo sin acidificación la muestra después de la filtración. La concentración del CIP se obtuvo de la diferencia entre CTP y COP: $\text{CIP} = \text{CTP} - \text{COP}$.

Carbono disuelto. Para medir la concentración del carbono disuelto se filtró la muestra por duplicado a través de un filtro GF/F (0.7 μm) previamente calcinado (550 °C/4 h) e inmediatamente después de obtener las muestras *in situ*. Para la concentración del COD, 40 ml del filtrado se almacenaron en viales ámbar de vidrio (con septo) con ácido fosfórico (40 %) para

acidificar la muestra a un pH igual o menor a dos. Para la concentración del CID, el filtrado se almacenó en botellas DBO de 60 ml, limpiadas previamente con HCl al 10 %, con una solución casi saturada de HgCl₂ para inhibir la actividad biológica (~50 g l⁻¹). Las botellas se sellaron con grasa de silicona y Parafilm para evitar el intercambio de CO₂ con la atmósfera, y se almacenaron en condiciones de oscuridad y frío hasta su análisis. El contenido de COP, COD y CID se midió en un analizador TOC Shimadzu (TOC-L) por el método de combustión por alta temperatura.

Datos geomorfológicos y de la cobertura terrestre

Se usaron bases de datos adicionales para identificar los rasgos geomórficos y la cobertura terrestre que controlan la variación de las concentraciones del COP, CIP, COD y CID en el sistema fluvial. Se consideraron a la elevación, pendiente, longitud del curso y área de captación en cada sitio como rasgos geomórficos. Estas variables se calcularon desde modelos de elevación digital obtenidos de la base de datos del U.S. Geological Survey (2000) que tiene una resolución horizontal de tres arcos s⁻¹ (≈90 m). La cobertura terrestre en cada sitio se calculó con la base de datos de cobertura terrestre de Copernicus Global Land Service de los años 2015–2017, elaborado con imágenes satelitales de PROVA-V con una resolución de 100 m por píxel (Buchhorn et al. 2020). Se asumió que habrían ocurrido pocos cambios en la cobertura en el momento del muestreo.

Manejo y análisis de datos

Caudal, geomorfología y cobertura terrestre. El producto de la velocidad de la corriente promedio por el área del cauce en cada punto se integró para obtener el caudal instantáneo (Q, m³ s⁻¹) en cada sitio. El área del cauce (m²) se determinó con una integración del área bajo la curva usando el software SigmaPlot (v. 14). Se calculó la distancia reducida (i.e., proyección de distancia geométrica reducida al horizonte) con inicio en la desembocadura al Golfo de México para determinar la longitud del curso del río tierra adentro. El área de captación se calculó usando los algoritmos de corrección de depresiones, cuenca hidrográfica, y punto de salida del complemento GRASS (v 7.8.5). Las coberturas terrestres de la base de datos original se reclasificaron y redujeron a 5 clases (tierra de cultivo, zona urbanizada —p. ej., edificaciones y carreteras—, cuerpos acuáticos permanentes, vegetación de humedales y bosques) incluyendo 13 coberturas de

diferentes tipos de vegetación terrestre (p. ej., arbustos, herbáceas y árboles perennifolios y caducifolios, con dosel arbóreo abierto y cerrado) en la clase de bosques para reducir la complejidad y mejorar la interpretación de los resultados. La cobertura terrestre se transformó a valores relativos al área de captación (cobertura relativa en porcentaje) para la comparación entre sitios y subcuencas. El cálculo de los rasgos geomórficos y la reclasificación de la cobertura terrestre se realizaron en el software QuantumGIS (Quantum GIS Development Team; QGIS.org 2021).

Balance de masa del C. El flujo instantáneo (F , $t \text{ día}^{-1}$) de COP (F_{COP}), CIP (F_{CIP}), COD (F_{COD}) y CID (F_{CID}) fue calculado como el producto de la media aritmética de la concentración de cada forma del C por la media aritmética del caudal ($F = Q \times \text{concentración}$). La diferencia de F para cada forma de C (F_{COP} , F_{CIP} , F_{COD} y F_{CID}) entre los sitios de entrada y salida representaron el balance del C de acuerdo con:

	sitios de entrada		sitios de salida
Balance cuenca media =	(M5 + M6 + M7)	–	M10
Balance cuenca baja =	(B1 + B2)	–	(B7 + B8)

Estos sitios fueron seleccionados debido a que representan los tramos de la red hidrológica del río Usumacinta con mayor caudal (ver CONAGUA 2018b). Los valores positivos y negativos en los balances indicaron la retención o movilización de C, respectivamente, sin implicaciones en el procesamiento del C.

Análisis estadísticos. El cambio de las condiciones fisicoquímicas del agua (i.e., caudal, profundidad máxima, velocidad de la corriente, temperatura, concentración de oxígeno disuelto, pH, conductividad eléctrica, potencial redox, concentración de sólidos suspendidos totales y clorofila-a) con respecto a la longitud del curso se evaluó con regresiones lineales y polinomiales. Se usaron pruebas t de Student, ANDEVA (F y Kruskal–Wallis) de una y dos vías y comparaciones múltiples (métodos Holm–Sidak y Dunn) para evaluar el efecto de los factores temporada hidrológica (dos niveles: lluvias y secas) y ríos tributarios (cuatro niveles: M5, M6, M7 y B1) sobre la concentración de cada forma del C (COP, CIP, COD y CID) a escala de subcuenca

tributaria. Para evaluar este efecto en la concentración del C como conjunto, es decir, la variación simultánea de las formas de C a escala de subcuena tributaria, se usaron un escalamiento multidimensional no métrico (NMDS por sus siglas en inglés) y pruebas PERMANDEVA (ANDEVA por permutaciones) y SIMPER con los factores temporada hidrológica y ríos tributarios. Se usaron modelos aditivos generalizados (GAM) para evaluar el cambio longitudinal de la concentración de las formas del C en el río distributivo y en el cauce principal y su cambio en ambas temporadas considerando la longitud del curso como variable predictora. Los GAM fueron ajustados y visualizados en R (R Core Team, 2019) usando el paquete *mgcv*. Un efecto estadísticamente significativo del término *s* suavizado (i.e., *s* (longitud del curso)) en los GAM indica que existe un modelo no lineal en la relación de la concentración de las formas del C y la longitud del curso. Se utilizó la razón geométrica de la concentración de cada forma de C en la temporada de lluvias sobre concentración en la temporada de secas (TL/TS) para evaluar la variación de la cantidad de C asociada a la estacionalidad en el sistema fluvial. Estas razones se correlacionaron con las variables geomórficas (i.e., elevación, pendiente y área de captación) y con los tipos de cobertura terrestre en la cuenca usando la *r* de Spearman. Se usaron transformaciones de los datos (p. ej., log, log + n y recíproca) cuando los datos no cumplieron con el supuesto de normalidad. Los datos multivariados fueron estandarizados como Z-scores (variables con varianza igual a 1 y alrededor de 0) mediante la resta del promedio de la variable a cada valor de la variable y dividiendo el resultado entre la desviación estándar de cada valor. El nivel de significancia de las pruebas estadísticas fue determinado con alfa de 0.05.

Resultados

Rasgos geomórficos y cobertura terrestre

La subcuena del Lacantún (M1–M5) presentó elevaciones y pendientes ligeramente mayores que las de los otros tributarios y coberturas superiores a 89 % de bosques con poca tierra de cultivo (4.5–8.8 %) y zona urbanizada (0.4– 0.6 %). M4, en particular, presentó el área más conservada con 99.9 % de bosques. M6 tuvo 18.8 y 75.8 % de tierra de cultivo y bosques, respectivamente, mientras que M7 tuvo 50.1 y 45.6 % de tierra de cultivo y bosques, respectivamente, con 0.2 % de vegetación de humedales. Ambos tributarios tuvieron elevación, pendiente y zona urbanizada

similares (Tabla 2); cuerpos acuáticos permanentes y vegetación de humedales abarcaron menos del 0.2 y 0.6 % de la cuenca media, respectivamente. Ya en la cuenca baja, B1 tuvo 23.1, 73.3 y 0.4 % de tierra de cultivo, bosques y zona urbanizada, respectivamente. La cobertura de bosques dominó tanto en B5 (Usumacinta, 68.1 %) como en B6 (Grijalva, 60.8 %), mientras que la zona urbanizada cubrió 0.4 % en B5 y se triplicó (1.3 %) en B6. Las coberturas de tierra de cultivo, cuerpos acuáticos permanentes y vegetación de humedales aumentaron con el área de captación y la longitud del curso (Tabla 2).

Tabla 2 Elevación, pendiente, longitud del curso, área de captación y principales coberturas terrestres (cobertura relativa) de los sitios de muestreo del sistema fluvial del río Usumacinta. (TCu: tierra de cultivo; Urb: zona urbanizada; CAP: cuerpos acuáticos permanentes; VH: vegetación de humedales; BOS: bosques).

Sitio	Elevación	Pendiente	Longitud del curso	Área de captación	Cobertura terrestre				
	m s.n.m.	%	km	km ²	TCu	Urb	CAP	VH	BOS
M1	160	40	716	2,219	4.9	0.5	0.0	0.1	93.2
M2	150	9	695	1,512	4.5	0.4	0.0	0.0	94.2
M3	137	3	656	15,772	8.8	0.6	0.2	0.1	89.0
M4	134	48	653	1,488	0.1	0.0	0.0	0.0	99.9
M5	134	21	652	17,268	8.1	0.6	0.2	0.1	89.9
M6	110	6	605	13,397	18.8	0.3	0.2	0.2	75.8
M7	108	10	604	12,705	50.1	0.3	0.1	0.6	45.6
M8	107	3	601	26,116	34.7	0.3	0.1	0.4	60.6
M9	106	2	525	46,564	23.5	0.4	0.2	0.3	72.9
M10	25	15	385	51,064	22.5	0.4	0.2	0.3	74.1
B1	5	2	288	14,202	23.1	0.4	0.3	0.3	73.3
B2	5	2	288	52,416	36.9	0.2	1.2	2.2	57.0
B3	5	2	286	66,623	26.0	0.3	0.5	0.7	69.8
B4	5	2	66	70,901	26.2	0.4	0.6	1.4	67.7
B5	2	2	25	70,351	26.4	0.4	0.7	1.3	68.1
B6	1	2	26	57,272	25.0	1.3	1.5	4.1	60.8
B7	>1	2	22	127,736	25.8	0.8	1.1	2.6	64.7
B8	>1	2	7	71,672	26.1	0.4	0.6	1.6	67.6

Condiciones hidrológicas y fisicoquímicas

La variación fisicoquímica del sistema fluvial se muestra en la Tabla 3. Las regresiones lineales mostraron un aumento de la concentración de Clor-a ($F= 46, p < 0.05$) y una disminución de la

velocidad de la corriente ($F = 4.2, p < 0.05$) hacia la desembocadura en la temporada de lluvias. Asimismo, las regresiones polinomiales mostraron un incremento de la temperatura (3.º orden, $F = 41.5, p < 0.05$) y una disminución del pH (3.º orden, $F = 10.4, p < 0.05$) hacia la desembocadura, así como un incremento del ORP al principio de la cuenca baja (2.º orden, $F = 30.5, p < 0.05$), con un punto de inflexión entre 280 y 330 km de la longitud del curso. En la temporada de secas, las regresiones lineales mostraron una disminución de OD ($F = 31.0, p < 0.05$) y un aumento de Clor- a ($F = 24.1, p < 0.05$). Las regresiones polinomiales mostraron un aumento de temperatura y ORP en el tramo entre 290 y 390 km de la longitud del curso (2.º orden, $p < 0.05$: $F = 4.6$ y $F = 5.1$, respectivamente) y un aumento de velocidad de la corriente y SST aproximadamente a 500 km de la desembocadura (2.º orden: $F = 9.3, p < 0.05$ y 3.º orden, $F = 4.9, p < 0.05$, respectivamente). La K_{25} aumentó notablemente cerca de la desembocadura (B5–B8; Tabla 3).

Tabla 3 Variables hidrológicas, físicas y químicas del sistema fluvial Usumacinta en las temporadas de lluvias (TL) y secas (TS). [Q: caudal ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$); Z_{MAX} : profundidad máxima (m); V: velocidad de la corriente (m s^{-1}); T: temperatura ($^{\circ}\text{C}$); OD: oxígeno disuelto (mg l^{-1}); CV: coeficiente de variación].

Sitio	Q		Z_{MAX}		V		T		OD		pH	
	TL	TS	TL	TS	TL	TS	TL	TS	TL	TS	TL	TS
M1	274	62	2	1	3.3 ± 0.3	0.7 ± 0.0	20.8 ± 0.0	25.9 ± 0.0	8.6 ± 0.0	10.8 ± 0.0	8.1 ± 0.0	8.2 ± 0.0
M2	141	32	4	1	1.5 ± 0.1	0.7 ± 0.0	21.3 ± 0.0	28.3 ± 0.0	8.4 ± 0.0	10.6 ± 0.0	8.0 ± 0.1	8.3 ± 0.0
M3	948	224	6	4	1.9 ± 0.5	0.7 ± 0.4	22.2 ± 0.0	26.9 ± 0.1	8.5 ± 0.0	9.0 ± 0.1	8.1 ± 0.0	8.0 ± 0.0
M4	173	15	4	2	1.1 ± 0.1	0.6 ± 0.0	23.4 ± 0.0	27.2 ± 0.0	8.0 ± 0.0	9.6 ± 0.0	7.9 ± 0.0	7.7 ± 0.0
M5	1121	239	9	7	1.8 ± 0.1	0.8 ± 0.0	22.4 ± 0.0	27.5 ± 0.1	8.4 ± 0.0	9.4 ± 0.0	8.1 ± 0.0	8.0 ± 0.0
M6	2625	408	10	3	1.3 ± 0.3	1.1 ± 0.3	24.2 ± 0.0	27.5 ± 0.1	6.4 ± 0.1	8.5 ± 0.0	7.7 ± 0.0	8.1 ± 0.0
M7	1065	145	10	3	1.1 ± 0.2	0.3 ± 0.2	25.9 ± 0.0	29.8 ± 0.0	1.6 ± 0.1	8.1 ± 0.1	7.3 ± 0.0	7.8 ± 0.0
M8	3690	553	12	4	1.1 ± 0.3	1.0 ± 0.1	25.1 ± 0.2	28.4 ± 0.0	4.0 ± 0.6	8.4 ± 0.0	7.4 ± 0.1	7.9 ± 0.0
M9	5715	917	15	6	N/A	1.8 ± 1.1	24.3 ± 0.0	27.4 ± 0.0	5.8 ± 0.1	8.0 ± 0.0	7.7 ± 0.0	8.0 ± 0.0
M10	5934	750	35	26	2.1 ± 0.2	0.5 ± 0.2	24.9 ± 0.0	28.7 ± 0.0	6.6 ± 0.0	7.7 ± 0.0	7.8 ± 0.0	7.8 ± 0.0
B1	369	72	12	5	0.7 ± 0.1	0.6 ± 0.2	27.0 ± 0.0	28.3 ± 0.0	4.6 ± 0.0	7.7 ± 0.0	7.6 ± 0.0	7.9 ± 0.0
B2	5610	839	14	5	1.1 ± 0.3	1.0 ± 0.3	25.2 ± 0.0	28.4 ± 0.1	6.5 ± 0.0	8.3 ± 0.1	7.7 ± 0.0	8.0 ± 0.0
B3	5133	1080	20	15	1.6 ± 0.2	0.6 ± 0.2	25.5 ± 0.2	28.5 ± 0.1	6.3 ± 0.2	8.4 ± 0.1	7.7 ± 0.0	8.0 ± 0.0
B4	302	41	4	2	1.0 ± 0.1	0.5 ± 0.0	26.6 ± 0.0	29.1 ± 0.0	4.7 ± 0.0	8.6 ± 0.0	7.7 ± 0.0	8.2 ± 0.0
B5	2709	677	17	15	1.1 ± 0.3	0.3 ± 0.2	26.7 ± 0.0	28.9 ± 0.4	4.6 ± 0.1	6.6 ± 2.8	7.7 ± 0.0	7.9 ± 0.2

Sitio	Q		Z _{MAX}		V		T		OD		pH	
	TL	TS	TL	TS	TL	TS	TL	TS	TL	TS	TL	TS
B6	2618	517	12	12	1.0 ± 0.1	0.2 ± 0.0	27.9 ± 0.0	28.3 ± 0.9	1.4 ± 0.1	5.8 ± 1.5	7.3 ± 0.1	7.8 ± 0.1
B7	5380	1048	15	15	1.4 ± 0.3	0.3 ± 0.0	27.4 ± 0.4	28.1 ± 1.0	2.8 ± 1.1	5.8 ± 1.6	7.5 ± 0.1	7.8 ± 0.1
B8	368	146	5	5	0.7 ± 0.3	0.3 ± 0.2	27.5 ± 0.1	28.0 ± 0.9	1.9 ± 0.2	6.7 ± 1.2	7.4 ± 0.0	7.9 ± 0.1
CV	91	87	68	93	41	77	8	3	49	18	3	2

Tabla 3 (Continuación). Variables hidrológicas, físicas y químicas del sistema fluvial Usumacinta en las temporadas de lluvias (TL) y secas (TS). [K₂₅: conductividad eléctrica estandarizada a 25 °C (μS cm⁻¹); ORP: potencial redox (mV); SST: sólidos suspendidos totales (mg l⁻¹); Clor-a: clorofila a (μg l⁻¹); CV: coeficiente de variación]

Sitio	K ₂₅		ORP		SST		Clor-a	
	TL	TS	TL	TS	TL	TS	TL	TS
M1	319 ± 0	546 ± 0	328 ± 2	302 ± 2	108 ± 14	4 ± 1	1.1 ± 0.1	0.3 ± 0.0
M2	241 ± 0	346 ± 0	333 ± 6	280 ± 1	113 ± 0	10 ± 0	0.3 ± 0.0	0.9 ± 0.0
M3	374 ± 0	593 ± 1	346 ± 16	274 ± 2	119 ± 14	5 ± 1	0.4 ± 0.1	0.4 ± 0.1
M4	539 ± 0	920 ± 1	355 ± 1	266 ± 1	16 ± 0	3 ± 1	0.1 ± 0.0	0.3 ± 0.0
M5	383 ± 5	619 ± 6	360 ± 2	302 ± 13	100 ± 24	5 ± 0	0.3 ± 0.0	0.5 ± 0.0
M6	288 ± 3	502 ± 1	346 ± 3	351 ± 5	96 ± 3	40 ± 4	1.8 ± 0.1	0.9 ± 1.1
M7	319 ± 1	913 ± 0	374 ± 27	346 ± 17	9 ± 0	7 ± 0	1.3 ± 0.1	0.5 ± 0.5
M8	305 ± 4	664 ± 6	403 ± 27	365 ± 4	58 ± 15	32 ± 2	1.2 ± 0.1	3.6 ± 0.4
M9	316 ± 5	661 ± 0	357 ± 9	339 ± 15	76 ± 6	25 ± 3	0.8 ± 0.1	3.7 ± 0.8

Sitio	K ₂₅		ORP		SST		Clor-a	
	TL	TS	TL	TS	TL	TS	TL	TS
M10	359 ± 0	767 ± 2	428 ± 4	326 ± 3	71 ± 2	19 ± 1	0.7 ± 0.1	2.4 ± 0.4
B1	737 ± 5	1279 ± 1	411 ± 2	317 ± 0	8 ± 1	27 ± 2	4.1 ± 0.5	1.4 ± 0.3
B2	355 ± 0	775 ± 0	408 ± 3	340 ± 17	62 ± 7	20 ± 4	1.4 ± 0.1	4.3 ± 0.4
B3	400 ± 43	811 ± 20	410 ± 4	353 ± 25	61 ± 9	20 ± 3	1.5 ± 0.7	4.4 ± 0.5
B4	362 ± 0	777 ± 0	405 ± 1	352 ± 2	60 ± 4	21 ± 1	3.5 ± 0.1	6.7 ± 0.2
B5	361 ± 0	9770 ± 16777	409 ± 2	313 ± 17	63 ± 7	9 ± 1	3.4 ± 0.3	6.0 ± 0.8
B6	337 ± 1	23071 ± 15815	381 ± 10	290 ± 12	82 ± 22	10 ± 2	3.3 ± 0.3	5.0 ± 1.0
B7	357 ± 12	28418 ± 16827	392 ± 10	305 ± 11	80 ± 14	7 ± 5	4.1 ± 0.4	3.6 ± 1.3
B8	394 ± 14	37114 ± 17794	390 ± 4	302 ± 10	69 ± 20	11 ± 2	3.7 ± 0.5	13.4 ± 3.8
CV	21	163	8	10	43	67	74	97

Cambio de la concentración de COP, CIP, COD y CID entre temporadas hidrológicas

Ríos tributarios

Fracción particulada. La temporada hidrológica y el tributario tuvieron un efecto significativo en la concentración del COP ($F = 71.4$ y $F = 56.1$, respectivamente, $p < 0.05$), y hubo una interacción significativa entre ambas variables ($F = 70.1$, $p < 0.05$). M5 tuvo la concentración de COP más alta en de la temporada de lluvias, seguido por M6, y M6 y B1 tuvieron la concentración más alta de COP en la temporada de secas (comparación múltiple Holm-Sidak, $p < 0.05$; Figura 1). M5 y M6 tuvieron más COP en la temporada de lluvias que en secas ($t = 18.8$ y $t = 2.9$, respectivamente, $p < 0.05$). El tributario tuvo un efecto significativo en la concentración de CIP en las temporadas de lluvias y secas ($F = 14.3$ y $F = 670.7$, respectivamente, $p < 0.05$). M5 y M6 tuvieron la concentración más alta de CIP en la temporada de lluvias, mientras que B1 tuvo la concentración más alta de CIP en la temporada de secas (comparación múltiple Holm-Sidak, $p < 0.05$). M5 y M6 tuvieron más concentración de CIP en la temporada de lluvias que en secas ($U = 0.0$ y $F = 3.3$, respectivamente, $p < 0.05$).

Fracción disuelta. La temporada hidrológica y el tributario presentaron un efecto significativo en la concentración de COD ($F = 404.7$ y $F = 245.6$, respectivamente, $p < 0.05$; Figura 1), y hubo una interacción significativa entre ambas variables ($F = 82.7$, $p < 0.05$). B1 mostró la concentración más alta de COD en ambas temporadas, y M5 tuvo la menor (comparación múltiple Holm-Sidak, $p < 0.05$). Hubo mayor concentración de COD en la temporada de lluvias que en secas (M6: $t = 3.7$, M7: $t = 18.5$ y B1: $t = 14.4$, $p < 0.05$), excepto en M5 ($p > 0.05$). El tributario presentó un efecto significativo en la concentración de CID en la temporada de lluvias y secas ($H = 8.2$ y $H = 5.7$, respectivamente, $p < 0.05$). M7 y B1 tuvieron más concentración de CID que M6 en la temporada de lluvias ($t = 11.2$ y $t = 7.8$, respectivamente, $p < 0.05$), y M7 mostró mayor concentración que M5 y M6 en la temporada de secas ($t = 38.0$ y $t = 10.6$, respectivamente, $p < 0.05$). M7 presentó menos CID en la temporada de lluvias que en secas ($t = -7.8$, $p < 0.05$).

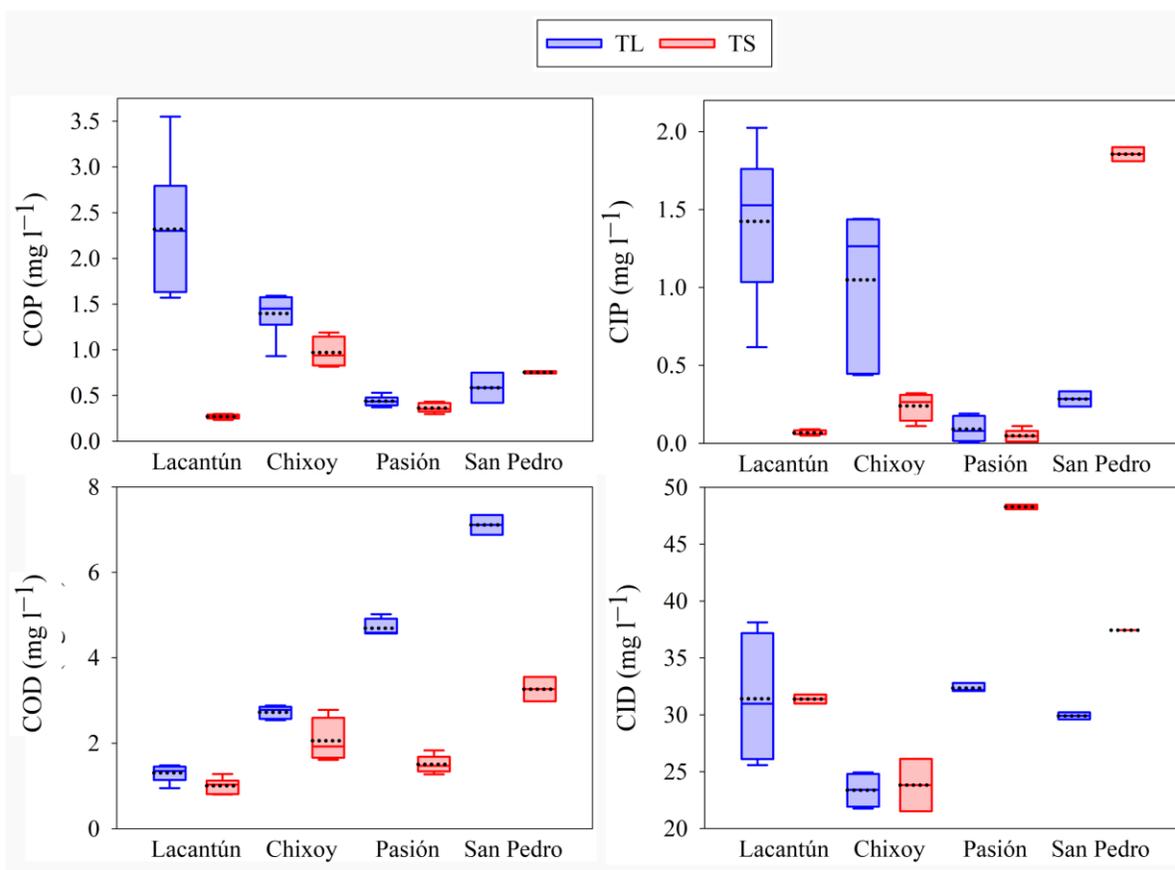


Figura 1 Variación de la concentración de COP, CIP, COD y CID en los principales tributarios del río Usumacinta, Lacantún (M5), Chixoy (M6), La Pasión (M7) y San Pedro (B1), en las temporadas de lluvias (TL) y secas (TS). La línea continua y punteada indican la mediana y media, respectivamente. Los bigotes representan los deciles 1° y 9°.

La temporada hidrológica, el tributario y su interacción tuvieron un efecto significativo en la variación simultánea de la concentración de COP, CIP, COD y CID ($F = 36.7$, $F = 18.9$ y $F = 13.0$, respectivamente, $p < 0.05$; Figura 2). En la temporada de lluvias, la concentración fue diferente entre M5 y los tributarios restantes y entre M6 y M7 (comparación múltiple, $p < 0.05$); las contribuciones de CID y COD predominaron en las disimilitudes (56–75 % y 25–44 %, respectivamente), excepto entre M5 y B1, en donde la contribución del CID predominó (≈ 100 %). En la temporada de secas, la concentración fue diferente entre M5 y los tributarios restantes, entre M6 y M7 y entre M7 y B1 (comparación múltiple, $p < 0.05$); la contribución del CID predominó en las disimilitudes entre M5, M6 y M7 (≈ 100 %), mientras que el COD y CID contribuyeron

equitativamente (50 %) en la disimilitud entre M5 y B1 y M7 y B1. La concentración de C en M5, M6 y M7 cambió entre temporadas ($F = 50.9$, $F = 7.6$ y $F = 27.8$, respectivamente, $p < 0.05$), y las contribuciones de CID y COD predominaron en las disimilitudes (60–75 % y 25–40 %, respectivamente), excepto en M5, en donde la contribución del CID predominó (≈ 100 %).

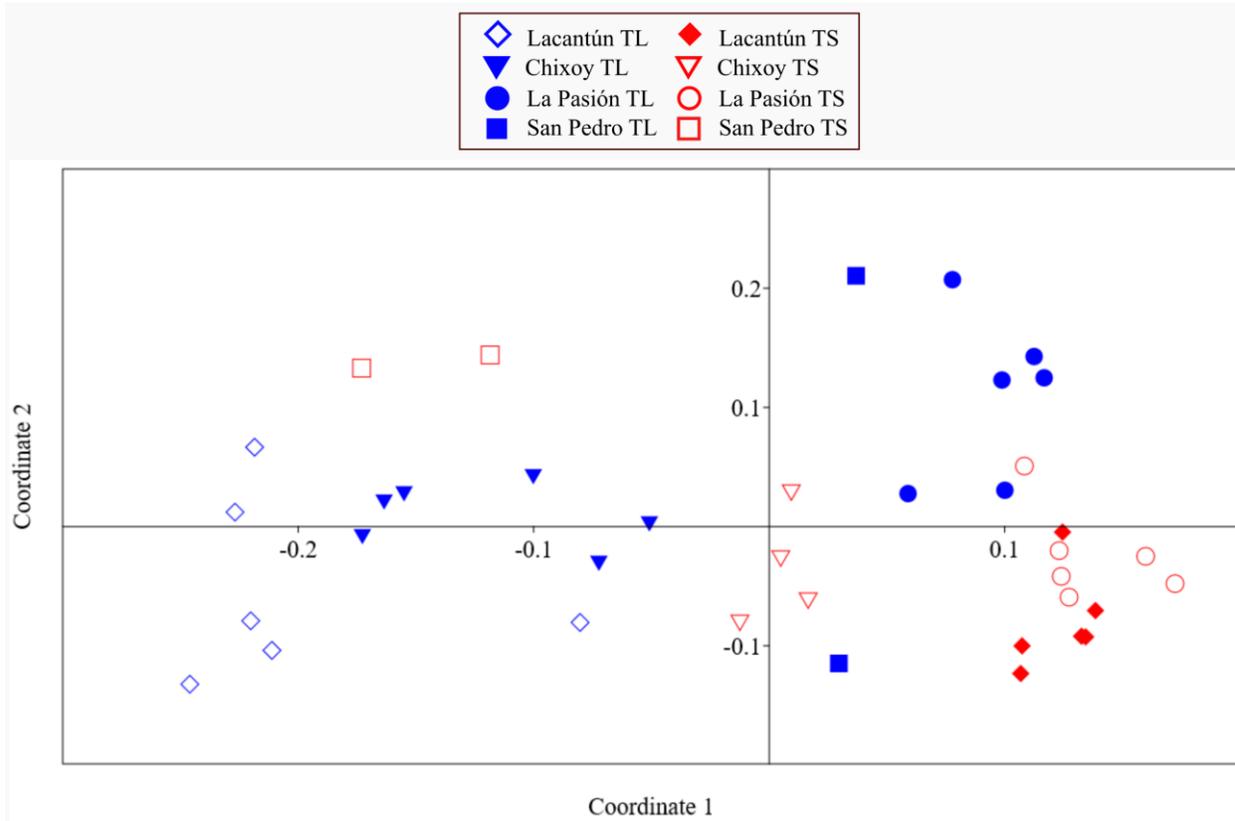


Figura 2 Disimilitud de la concentración de C entre los principales tributarios del río Usumacinta, Lacantún (M5), Chixoy (M6), La Pasión (M7) y San Pedro (B1), en las temporadas de lluvias (TL) y secas (TS). El ordenamiento muestra el escalamiento multidimensional no métrico (Stress: 0.14) de las concentraciones de COP, CIP, COD y CID transformadas por $\log(n + 1)$ basado en distancias euclidianas estandarizadas.

Correlación de los rasgos geomórficos y cobertura terrestre con la variación hidrológica del C

Fracción particulada. La razón TL/TS de las concentraciones del COP y CIP fue mayor que uno, excepto en B1, B3, B4 y B5 (Tabla 4). La razón TL/TS del COP fue alta (superior al tercer cuartil, $Q_3: >4.5$) en la subcuenca Lacantún (M1–M5) y en B7 y se correlacionó significativa y

positivamente con la cobertura relativa de las zonas urbanizadas y bosques, y significativa y negativamente con la cobertura relativa de la tierra de cultivo (Tabla 5). La razón TL/TS del CIP fue alta ($>Q_3$: >6.1) en la subcuenca Lacantún, excepto en M4 (4.3). La razón TL/TS del CIP se correlacionó significativa y positivamente con la elevación y la pendiente (Tabla 5).

Fracción disuelta. La razón TL/TS de la concentración del COD fue mayor que uno, excepto en M2, mientras que la razón de TL/TS del CID fue ligeramente menor que uno, excepto en la subcuenca Lacantún, M6, M9 y B8 ($TL/TS \geq 1$; Tabla 5). La razón TL/TS del COD fue alta ($>Q_3$: >2.3) en M7 y se correlacionó significativa y positivamente con la cobertura relativa de la tierra de cultivo y vegetación de humedales y significativa y negativamente con la elevación y la cobertura relativa de bosques, mientras que la razón TL/TS del CID se correlacionó significativa y positivamente con la cobertura relativa de bosques y significativa y negativamente con la cobertura relativa de la tierra de cultivo y vegetación de humedales (Tabla 5).

Tabla 4 Variación de la concentración (mg l^{-1} ; $\bar{x} \pm \sigma$) y cambio relativo de COP, CIP, COD y CID entre las temporadas de lluvias (TL) y secas (TS) del sistema fluvial Usumacinta. (COP: carbono orgánico particulado; CIP: carbono inorgánico particulado; COD: carbono orgánico disuelto; CID: carbono inorgánico disuelto. N/A: dato no disponible).

Sitio	COP			CIP			COD			CID		
	TL	TS	TL/TS	TL	TS	TL/TS	TL	TS	TL/TS	TL	TS	TL/TS
M1	1.7 ± 0.4	0.4 ± 0.1	5.0	1.4 ± 0.2	0.1 ± 0.0	28.4	1.1 ± 0.0	0.9 ± 0.0	1.3	23.7 ± 0.2	26.8 ± 1.3	0.9
M2	2.0 ± 0.6	0.3 ± 0.0	6.5	1.5 ± 0.4	0.2 ± 0.1	8.4	1.3 ± 0.3	1.4 ± 0.5	0.9	22.9 ± 0.1	$15.6 \pm \text{N/A}$	1.5
M3	3.7 ± 0.9	0.4 ± 0.1	10.1	1.6 ± 0.5	0.1 ± 0.1	20.7	1.5 ± 0.6	1.2 ± 0.2	1.3	34.2 ± 1.0	31.6 ± 0.2	1.1
M4	1.3 ± 0.1	0.3 ± 0.0	4.3	0.3 ± 0.2	0.1 ± 0.0	3.2	$2.0 \pm \text{N/A}$	1.0 ± 0.1	2.1	$47.2 \pm \text{N/A}$	35.2 ± 2.9	1.3
M5	2.3 ± 0.7	0.3 ± 0.0	8.6	1.4 ± 0.5	0.1 ± 0.0	21.3	1.3 ± 0.2	1.0 ± 0.2	1.3	31.4 ± 5.8	31.4 ± 0.6	1.0
M6	1.4 ± 0.2	1.0 ± 0.2	1.4	1.1 ± 0.5	0.2 ± 0.1	4.4	2.7 ± 0.1	2.1 ± 0.5	1.3	23.4 ± 1.5	23.8 ± 3.2	1.0
M7	0.4 ± 0.1	0.4 ± 0.0	1.2	0.1 ± 0.1	0.0 ± 0.0	1.9	4.7 ± 0.2	1.5 ± 0.2	3.1	32.4 ± 0.4	48.3 ± 0.3	0.7
M8	1.0 ± 0.1	0.8 ± 0.1	1.3	0.7 ± 0.4	0.2 ± 0.1	3.2	3.7 ± 0.5	1.7 ± 0.2	2.2	28.6 ± 0.9	36.1 ± 1.5	0.8
M9	1.1 ± 0.1	0.9 ± 0.1	1.2	0.2 ± 0.2	0.2 ± 0.1	1.4	2.8 ± 0.3	1.8 ± 0.5	1.5	28.3 ± 0.9	28.8 ± 1.7	1.0
M10	1.0 ± 0.1	0.6 ± 0.1	1.5	0.5 ± 0.4	0.2 ± 0.1	2.2	3.0 ± 0.1	1.5 ± 0.3	2.1	31.2 ± 0.3	37.6 ± 1.3	0.8
B1	0.6 ± 0.2	0.8 ± 0.0	0.8	0.3 ± 0.1	1.9 ± 0.1	0.2	7.1 ± 0.3	3.3 ± 0.4	2.2	29.9 ± 0.4	$37.4 \pm \text{N/A}$	0.8
B2	1.1 ± 0.4	0.9 ± 0.1	1.2	0.7 ± 0.2	0.1 ± 0.1	4.6	3.0 ± 0.2	1.8 ± 0.6	1.7	30.2 ± 0.9	38.6 ± 0.0	0.8
B3	0.8 ± 0.2	0.8 ± 0.1	1.0	0.4 ± 0.3	0.2 ± 0.1	2.3	3.0 ± 0.3	1.9 ± 0.4	1.6	30.6 ± 0.1	$40.0 \pm \text{N/A}$	0.8
B4	1.4 ± 0.0	1.2 ± 0.3	1.2	0.3 ± 0.1	0.4 ± 0.1	0.8	3.7 ± 0.1	1.9 ± 0.1	1.9	N/A	35.6 ± 1.5	N/A
B5	1.6 ± 0.5	0.8 ± 0.2	2.1	0.3 ± 0.4	0.3 ± 0.1	1.0	3.3 ± 0.3	1.6 ± 0.3	2.0	29.9 ± 0.3	34.5 ± 3.4	0.9
B6	2.4 ± 0.4	0.6 ± 0.1	4.0	0.4 ± 0.2	0.2 ± 0.0	1.8	5.2 ± 0.4	2.0 ± 0.3	2.6	29.0 ± 1.1	31.7 ± 0.1	0.9

Sitio	COP			CIP			COD			CID		
	TL	TS	TL/TS	TL	TS	TL/TS	TL	TS	TL/TS	TL	TS	TL/TS
B7	2.6 ± 1.0	0.5 ± 0.1	4.9	0.5 ± 0.4	0.1 ± 0.1	5.4	4.7 ± 0.7	1.6 ± 0.2	2.9	29.2 ± 0.2	31.3 ± 2.3	0.9
B8	2.2 ± 0.5	1.5 ± 0.2	1.5	0.8 ± 0.5	0.2 ± 0.1	3.8	6.9 ± 0.9	2.9 ± 0.5	2.4	30.5 ± 0.1	31.6 ± 1.6	1.0
CV	52	48	88	71	154	129	52	36	32	18	21	22

Tabla 5 Correlación de la razón de la concentración (mg l^{-1}) del COP, CIP, COD y CID entre las temporadas de lluvias (TL) y secas (TS) con los rasgos geomórficos y cobertura terrestre de la cuenca del río Usumacinta. (TCu: tierra de cultivo, Urb: zona urbanizada, CAP: cuerpos acuáticos permanentes, VH: vegetación de humedales, BOS: bosques). (ρ : rho de Spearman. COP, CIP y COD: $n = 18$; CID: $n = 17$. Los valores resaltados con negrita representan valores significativos (valor $p < 0.05$). Los acrónimos de cobertura terrestre se muestran en la Tabla 2).

Razón TL/TS		Pendiente	Elevación	Área de captación	Cobertura terrestre				
					TCU	Urb	CAP	VH	BOS
COP	ρ	0.44	0.37	-0.18	-0.63	0.54	-0.20	-0.39	0.53
	p	0.07	0.13	0.48	0.01	0.02	0.41	0.11	0.02
CIP	ρ	0.49	0.52	-0.28	-0.44	0.20	-0.33	-0.39	0.37
	p	0.04	0.03	0.25	0.07	0.42	0.18	0.11	0.13
COD	ρ	-0.31	-0.68	0.41	0.59	-0.06	0.39	0.65	-0.71
	p	0.21	0.00	0.09	0.01	0.82	0.11	0.00	0.00
CID	ρ	0.32	0.42	-0.33	-0.77	0.31	-0.30	-0.59	0.72
	p	0.21	0.09	0.20	0.00	0.22	0.23	0.01	0.00

Modelación de la variación longitudinal y balance de masas

Fracción particulada. La concentración del COP aumentó 230 % en los últimos 300 km del cauce principal y 180 % en el distributivo en la temporada de lluvias (Figura 3). Esta tendencia de aumento en la concentración de COP se mantuvo en el río distributivo (90 %) en la temporada de secas, mientras que la concentración disminuyó 40 % 100 km antes de la desembocadura del cauce principal. En la temporada de lluvias, el balance del flujo de COP fue de 87 y 94 t día^{-1} en la cuenca media y baja, respectivamente, mientras que el balance disminuyó un orden de magnitud en ambas cuencas en la temporada de secas (Figura 3). En ambas temporadas, la concentración del CIP fue similar a lo largo del cauce principal y aumentó 300 % hacia la desembocadura del distributivo. En la temporada de lluvias, el balance del flujo del CIP cambió de 135 t día^{-1} en la cuenca media a 243 t día^{-1} en la baja. Estos balances disminuyeron en la temporada de secas a -4 y 4 t día^{-1} en las cuencas media y baja, respectivamente.

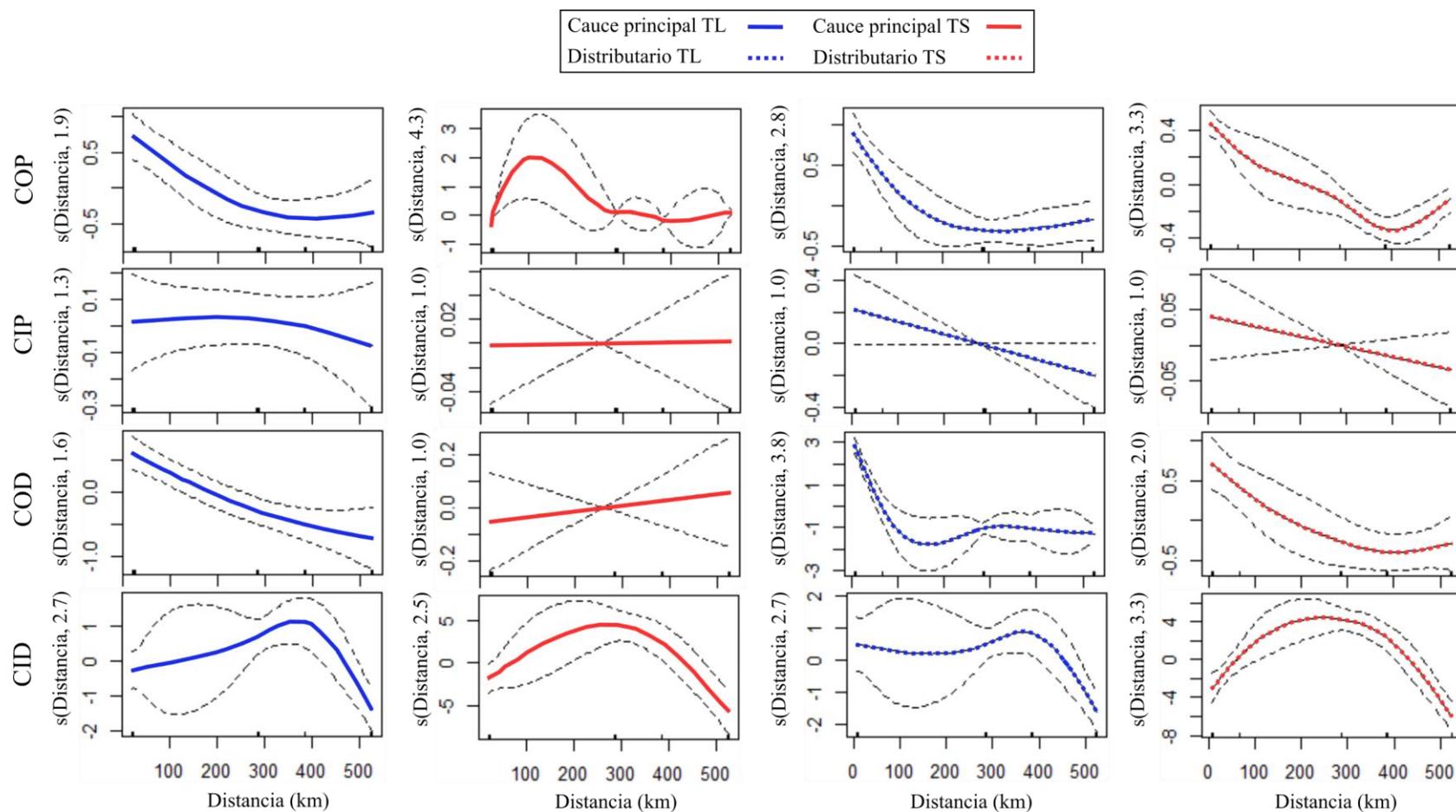


Figura 3 Patrones longitudinales de las concentraciones de COP, CIP, COD y CID en el curso (líneas continuas) y distributario (líneas punteadas) principal del río Usumacinta. Las líneas muestran el ajuste de modelos aditivos generalizados y las líneas punteadas negras indican los intervalos de confianza (95 %).

La concentración del COD aumentó 70 % a lo largo del cauce principal y 90 % en los últimos 100 km del distributivo en la temporada de lluvias. En la temporada de secas, la concentración del COD aumentó 50 % hacia la desembocadura del distributivo mientras el cauce principal no mostró cambios significativos de la concentración de COD (Figura 3). En la temporada de lluvias, el balance del flujo del COD cambió de -365 t día^{-1} en la cuenca media a 698 t día^{-1} en la baja, y estuvo cerca de 20 t día^{-1} en ambas cuencas en la temporada de secas. La concentración del CID disminuyó 10% en los últimos 400 km del cauce principal y se mantuvo similar en el distributivo en la temporada de lluvias, mientras que disminuyó ($\approx 20 \%$) en los últimos 300 km del cauce principal y del distributivo en la temporada de secas. En la temporada de lluvias, el balance del flujo del CID fue de $-4,656$ y $7,612 \text{ t día}^{-1}$ en la cuenca media y baja, respectivamente, mientras que el balance disminuyó un orden de magnitud en ambas cuencas en la temporada de secas (Figura 4 y Tabla 6).

Tabla 6 Entrada (E), salida (S) y balance (B: $E - S$) de agua (Q : $\text{m}^3 \text{ s}^{-1}$) y carbono (FCOP, FCIP, FCOD y FCID: t día^{-1} :) en las cuencas media (UCM) y baja (UCB) del río Usumacinta en la temporada de lluvias (TL) y secas (TS). (UCM: río Usumacinta en la cuenca media; UCB: río Usumacinta en la cuenca baja. Las calves y ubicación de los sitios se muestran en la Tabla 1).

Cuenca	Sitio	Q		COP		CIP		COD		CID	
		TL	TS	TL	TS	TL	TS	TL	TS	TL	TS
UCM	M5	1121	239	224	6	138	1	126	21	3041	647
	E M6	2625	408	317	34	238	8	618	73	5302	841
	M7	1065	145	40	5	8	1	432	19	2978	604
	S M10	5934	750	495	41	249	14	1541	94	15977	2435
	B	-1124	42	87	4	135	-4	-365	18	-4656	-343
UCB	E B1	369	72	19	5	9	12	227	20	954	234
	B2	5610	839	526	67	325	11	1464	133	14617	2798
	S B5	2709	677	380	46	64	15	773	95	6989	2018
	B8	368	146	71	18	26	3	220	36	970	398
	B	2902	89	94	8	243	4	698	22	7612	615

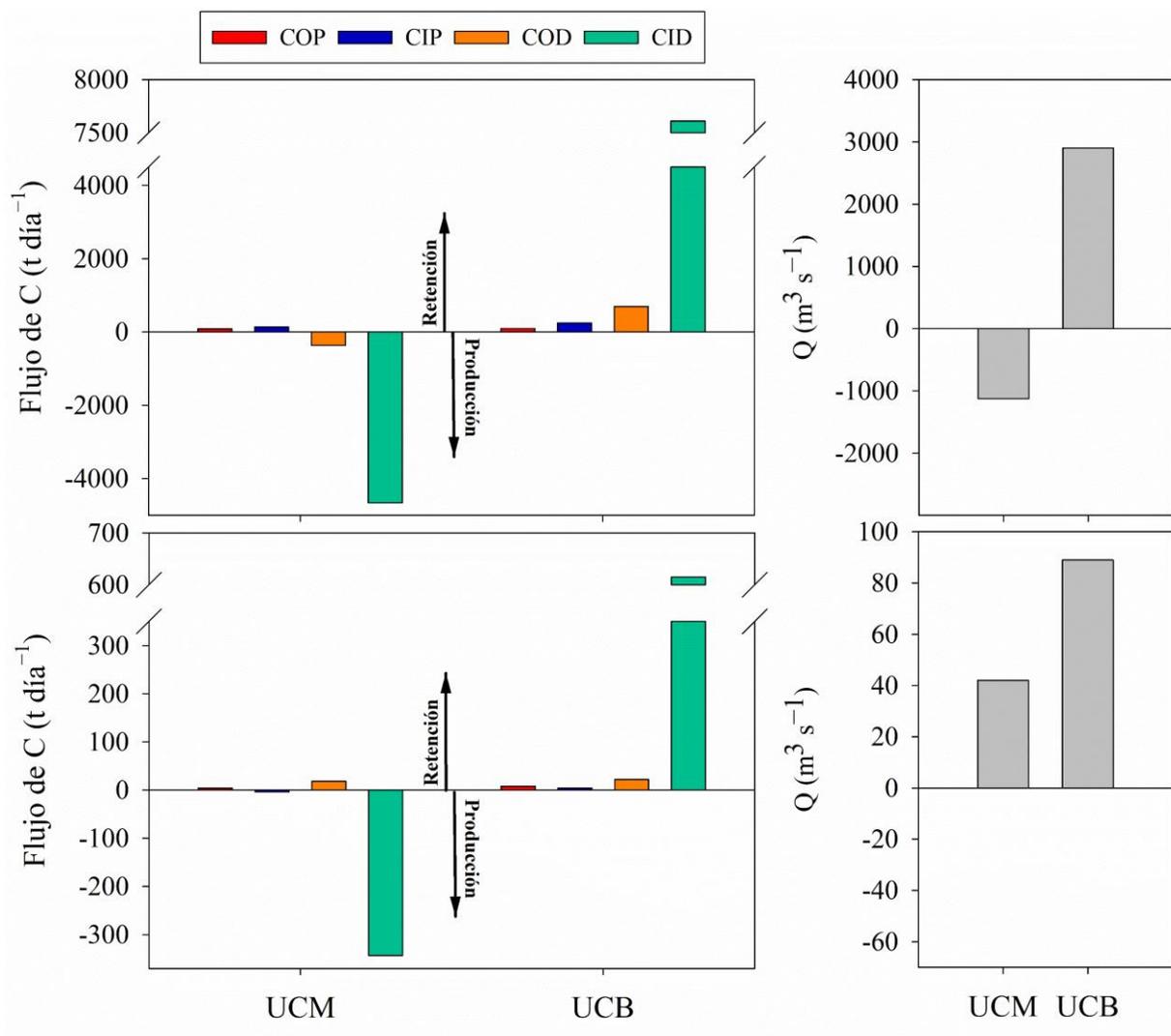


Figura 4 Transporte del río Usumacinta de las distintas formas de C (COP, CIP, COD y CID) entre la cuenca media (UCM) y baja (UCM), en las temporadas de lluvias (a) y secas (b), basado en el balance de masas (i.e., flujos de C en $t\ día^{-1}$; ver Tabla 6). (Los datos de descarga (Q) se muestran con fines comparativos con el balance hídrico en el río).

Discusión

El área de captación tanto en la escala de los ríos tributarios como en la cuenca mostró cambios de los rasgos geomórficos y de cobertura terrestre relativa. Los resultados de la pendiente coincidieron con reportes anteriores en donde las pendientes van de 2 a 48 % en la cuenca media a 2 % en las tierras bajas (Sánchez-Hernández et al. 2013; Saavedra Guerrero et al. 2015). Particularmente, el río Lacantún (M5) tuvo la mayor elevación y pendiente entre los ríos tributarios, indicando ambientes con alta erosión (González et al. 2016) y más sensibilidad a la

escorrentía (Lloret et al. 2011; Balagizi et al. 2015). Las coberturas terrestres mostraron diferencias en el grado de perturbación antropogénica entre las subcuencas tributarias. Por ejemplo, se observó poca perturbación en áreas dominadas por bosques (>90 %) en la subcuenca Lacantún (M5), seguido por un incremento de cultivos ($\approx 20\text{--}35\%$) en las subcuencas Chixoy (M6) y San Pedro (B1), y, finalmente, áreas perturbadas con un área distribuida equitativamente entre bosques y cultivos en la subcuenca La Pasión (M7; Tabla 1). Estas diferencias en la cobertura relativa de bosque reflejan la presencia de áreas protegidas (p. ej., ANPs y sitios RAMSAR) en la subcuenca Lacantún, como la Selva Lacandona y Montes Azules. Particularmente, el río Tzendales (M4) tuvo la mayor cobertura relativa de bosque (99.9 %) en todo el sistema fluvial considerando que su área de drenaje conserva las últimas reservas de selvas inundables en México (de la Maza 2015a). Las subcuencas tributarias también mostraron un rango de vegetación asociada a los humedales de acuerdo con las coberturas relativas: Lacantún (0.1 %) < Chixoy (0.2 %) < San Pedro (0.3 %) < La Pasión (0.6 %).

Variación estacional de la concentración del C en los tributarios

Los registros de la concentración del COP, CIP, COD y CID próximos a la confluencia entre los ríos tributarios y el cauce principal del río Usumacinta permitieron relacionar la heterogeneidad geomórfica a nivel de subcuencas con los cambios hidrológicos estacionales del C.

El incremento del COP y CIP en los ríos Lacantún (M5) y Chixoy (M6) en la temporada de lluvias, al mismo tiempo que la ausencia de cambios en las concentraciones de COD y CID (Figura 1), reflejan que el relieve (p. ej., elevación y pendiente) y la cobertura boscosa aumentan el aporte del C particulado a los ríos cuando hay alta descarga. Particularmente, el incremento del COP en la temporada de lluvias en la subcuenca Lacantún (M5) evidencia el efecto de la exportación de materia orgánica de los bosques lluviosos, que usualmente movilizan compuestos con un alto contenido de C como la lignina, especialmente cuando hay mayor escorrentía (Ward et al. 2015; Tao et al. 2018; Shi et al. 2018), mientras que la pendiente puede tener un efecto menor en la movilización del COP con respecto a la presencia de bosques (Qiao et al. 2020).

Recientemente se evidenció la contribución de la vegetación terrestre fresca al COP en el río Lacantún durante la temporada de lluvias (Cuevas-Lara et al. 2021). Asimismo, altas concentraciones de SST en la temporada de lluvias ($\geq 100\text{ mg l}^{-1}$) y bajas concentraciones de Clor-

a ($\leq 1 \text{ mg l}^{-1}$) en el Lacantún reflejan la influencia del C terrestre a medida que la descarga y la erosión en la cuenca se relaciona directamente con la concentración de los SST e inversamente con la MO derivada de los organismos acuáticos (Tao et al. 2018). Estos resultados coinciden con datos globales que muestran una exportación alta de sedimentos suspendidos en los ríos que drenan bosques con relieve y un régimen hidrológico tropical (Syvitski et al. 2014) y que transportan COP erosionado desde la biosfera terrestre (Hilton 2017). Asimismo, la erosión química y física de la MO y de las rocas carbonatadas, que usualmente se encuentran expuestas o en suelos poco desarrollados en la subcuenca Lacantún (de la Maza 2015a), aumentaron la concentración del CP a medida que la pendiente y elevación incrementan en la subcuenca Lacantún. De esta forma, las concentraciones de COP y CIP a nivel de subcuencas del río Usumacinta reflejaron un mayor efecto del régimen hidrológico tropical sobre el CP en donde hay una extensión mayor de bosques con pendientes pronunciadas.

La similitud de la concentración del COD entre ambas temporadas en el río Lacantún y su aumento hacia la temporada de lluvias en los ríos Chixoy (M6), La Pasión (M7) y San Pedro (B1), con diferencias más altas en La Pasión y San Pedro (ver estadísticos t; Figura 1), sugieren que las tierras de cultivo y la vegetación en humedales favorecen la exportación del COD al río durante el periodo de mayor descarga en las subcuencas tributarias. La coincidencia de la vegetación de humedales en las subcuencas con una pendiente menor establece ambientes favorables para el procesamiento de la materia orgánica (p. ej., M6, M7 y B1; Figura 1), que pueden actuar como fuentes de COD. La escorrentía permite exportar esta materia orgánica reciclada hacia los ríos en la temporada de lluvias a diferencia de las tierras altas en donde la interacción de la materia orgánica con los humedales es limitada por pendientes pronunciadas (Laudon et al. 2004), como se observó en Lacantún (M5). Igualmente, otros estudios encontraron correlaciones entre la concentración del COD, el porcentaje del área de humedales y la variación de la descarga en sistemas fluviales templados, en donde la MO es previamente procesada y degradada a COD en los humedales antes de entrar a los ríos tanto en ambientes templados (Lauerwald et al. 2012; Strohmeier et al. 2013) como tropicales (Moreira-Turcq et al. 2013).

Por otro lado, considerado todas las formas del C, la mayor variación entre temporadas se observa en la fracción disuelta. Por ejemplo, el CID tuvo la mayor contribución en la variación entre las temporadas de lluvias y secas, de acuerdo con las disimilitudes del ANOVA ($\approx 50\text{--}100$

%). Este resultado sugiere un control geoquímico de la variación del C en un ambiente kárstico basado en los procesos de disolución y dilución de carbonatos como se observa en la alta porción de CID transportado por el río Usumacinta (75–96 %; Soria-Reinoso et al. 2022). No obstante, la contribución del COD a la disimilitud (50 %) y la alta variación del C en Lacantún (M5) y La Pasión (M7, estadísticos F; Figura 2) entre temporadas sugieren que otros procesos relacionados con el desarrollo de cultivos y la presencia de humedales intervienen en la variación del C asociada al régimen hidrológico tropical a nivel de subcuencas. Estos resultados resaltan el efecto de los humedales y actividades antropogénicas sobre la variación hidrológica estacional del C, que puede ser considerable a pesar del dominio de la meteorización de carbonatos en el transporte fluvial del C de un ambiente kárstico.

Influencia de los rasgos geomórficos y cobertura terrestre en la variación estacional del C

Aunque las formas orgánicas e inorgánicas del C particulado disminuyeron al cambio de la temporada de lluvias a la de secas (Tabla 4), las correlaciones entre las razones TL/TS y los rasgos geomórficos y entre las razones TL/TS y la cobertura terrestre mostraron diferencias espaciales de la variación hidrológica del COP y CIP. La correlación positiva entre la razón TL/TS del COP y las coberturas relativas de bosques y zona urbanizada cuando la pendiente y elevación explicaron la variación de la razón del CIP (Tabla 5) puede reflejar, por un lado, la exportación terrestre y producción en el río del COP, y por otro, la exportación terrestre del CIP. Por ejemplo, las razones altas del COP en zonas con cobertura de bosque indican el arrastre de la vegetación terrestre en la subcuenca Lacantún, mientras que las razones altas del COP en B7, junto con el aumento de los SST y Clor^{-a} después de la confluencia con el río Grijalva en la temporada de lluvias (Tabla 3 y Tabla 4), indican un aumento del COP por el crecimiento de algas. Este resultado coincide con reportes de impacto ambiental del río Grijalva por actividades antropogénicas. El incremento de la agricultura y captación de aguas residuales de industrias y ciudades en la cuenca del Grijalva elevan la carga de nutrientes en el tramo bajo del río Usumacinta (Palomeque de La Cruz and Alcántara 2008; Lázaro-Vázquez et al. 2018), especialmente en la temporada de lluvias (Cardoso-Mohedano et al. 2020). Estas condiciones pueden aumentar la productividad primaria en la zona de la desembocadura del río Usumacinta, como se ha observado en las desembocaduras de diversos ríos (Howarth 2008; Cai et al. 2012).

La presencia de humedales con vegetación y tierras de cultivo, especialmente en donde hay poca elevación, estuvo asociado con la exportación del COD en la temporada de lluvias como sugieren las correlaciones significativas entre las razones TL/TS del COD y los rasgos geomórficos y cobertura terrestre a lo largo del sistema fluvial. La extensión de los humedales pudo impactar en mayor medida la variación hidrológica del COD con respecto a las zonas con cultivos a medida que la cobertura relativa de la vegetación de humedales tuvo una correlación mayor con las razones TL/TS (Tabla 5). El procesamiento biológico de la materia orgánica en los humedales debe aumentar el COD al degradar COP a COD y producir directamente COD. Otros estudios en ríos tropicales han reportado que los bosques inundados actúan como fuentes de COD y sumideros de COP (Richey et al. 2002; Abril et al. 2014; Ward et al. 2015). En contraste, las áreas de cultivo almacenan poco C y exportan compuestos pobres en C hacia los ríos (Duan et al. 2007). Estas condiciones mantienen la concentración de COD baja en los ríos con respecto a los ríos que drenan otro tipo de coberturas del suelo (p. ej. bosques de coníferas; Liu and Wang 2022), incluso durante un año hidrológico (Yates et al. 2019). Al contrario de las zonas de humedales en la cuenca del Usumacinta, la elevación y la cobertura relativa de bosques coincidieron con la estabilidad de la concentración del COD entre temporadas hidrológicas (M1–M5; Tabla 5), lo que puede indicar una menor oportunidad para degradar la materia orgánica considerando los aportes directos de vegetación hacia el río mencionados anteriormente.

Las razones TL/TS del CID fueron menores o iguales a uno, excepto en la subcuenca Lacantún (M1–M5; Tabla 4), sugiriendo que la temporada de secas impulsó un efecto de concentración sobre el CID debido posiblemente a una mayor evaporación tras el aumento de temperatura en la cuenca (Edgar 2012) y la lixiviación del C inorgánico en las rocas y capas profundas de los suelos (p. ej., HCO_3^- y CO_2) durante un flujo de agua reducido (Keller 2019; Chen et al. 2021). El efecto de concentración también se puede observar en el aumento de K_{25} hacia la temporada de secas (Tabla 3). La disminución del CID por dilución durante eventos locales de precipitación pluvial es común en ríos que drenan ambientes kársticos (Li et al. 2010; Liu et al. 2021). Otros estudios también han reportado una reducción estacional del CID durante periodos de bajo flujo ocasionado por el consumo de CO_2 y HCO_3^- durante el crecimiento del fitoplancton en los ríos kársticos represados (Wang et al. 2020) o sin represamiento (Zhao et al. 2020). No obstante, el efecto de la actividad del fitoplancton sobre el cambio hidrológico estacional del CID no debe ser importante en el sistema fluvial del río Usumacinta debido a que la concentración de Clor-a fue menor en la

temporada de lluvias, especialmente en el cauce principal (Tabla 3). En este sentido, el efecto de los rasgos espaciales que afectan la exportación del CID en la cuenca debe sobreponerse al efecto de los procesos internos en el río Usumacinta que impactan la variación hidrológica estacional del CID.

Las zonas de agricultura y los humedales coincidieron con el aumento de la concentración del CID en la temporada de secas en el río Usumacinta. A medida que las coberturas relativas de tierra de cultivo y vegetación de humedales se correlacionaron negativamente con las razones TL/TS del CID (Tabla 5), el metabolismo acuático en zonas de inundación y la erosión del suelo en áreas con cultivos pudieron influir en la dinámica estacional del CID del río Usumacinta. Por ejemplo, la respiración de la vegetación y la mineralización microbiana de la materia orgánica aumentan con el incremento de la temperatura y la disminución de la descarga en la temporada de secas, produciendo CO₂ en las raíces de la flora vascular y suelos inundados (Shin et al. 2011; Nkoue Ndondo et al. 2021). Este proceso debe aumentar la exportación del C inorgánico al río Usumacinta mediante flujos subterráneos. Estos resultados coinciden con reportes en cuencas dominadas por la meteorización de silicatos y carbonatos (DeDuco and Xu 2019), especialmente en zonas con cultivos (Juhlke et al. 2019; Chen et al. 2021). La erosión y degradación de los suelos en áreas con cultivos facilita la transferencia de CID hacia los ríos (Li et al. 2021b), lo cual pudo ocurrir en las subcuencas con una cobertura de cultivos considerable como La Pasión y Chixoy en donde se observó el mayor cambio estacional del CID (Tabla 4 y Tabla 5).

Patrones longitudinales y balance del flujo del COP, CIP, COD y CID en el continuo fluvial

Las regresiones de las formas del C (COP, CIP, COD y CID) con la longitud del curso mostrados en los modelos aditivos generalizados, GAM, indican un aumento del COP, CIP y COD hacia la desembocadura del río San Pedro–San Pablo (distributario, B8) en ambas temporadas. De forma diferente, en el cauce principal los patrones longitudinales cambiaron entre ambas temporadas (Figura 3). Este resultado puede indicar un efecto de amortiguamiento de la cantidad de C en el río distributario San Pedro–San Pablo, especialmente de la forma orgánica, al cambio hidrológico estacional (p. ej., descarga). A diferencia del cauce principal, el río San Pedro–San Pablo conserva grandes extensiones de bosque de manglar y selvas medianas inundables en la zona ribereña (ver Guerra-Martínez and Ochoa-Gaona 2005), que pueden estabilizar los cambios de la

descarga e inundaciones (disminuyendo el tiempo de residencia hídrica) y mantener el suministro del COP y especialmente del COD (Dittmar et al. 2006; Moyer et al. 2015; Ogawa et al. 2021). Asimismo, la mezcla entre el cauce principal saliente y la cuña salina entrante con diferente composición pudo afectar la tendencia de aumento del C orgánico. Por ejemplo, se identificó una disminución del COP en la desembocadura del cauce principal en la temporada de secas opuesta a la tendencia de aumento de la Clor-a. La mezcla del río Usumacinta con el agua marina durante la intrusión salina, reflejada en los valores altos de K_{25} en la temporada de secas (Tabla 3; Alcérreca-Huerta et al. 2019), pudo causar una reducción del COP debido a que la desembocadura del cauce principal contiene menor biomasa algal en comparación con la desembocadura del río San Pedro-San Pablo (Cardoso-Mohedano et al. 2020).

En general, el balance de los flujos del COP y CIP fue positivo, indicando que el río actúa como un ambiente deposicional, especialmente en la temporada de lluvias. Aun cuando la descarga eleva la concentración y el transporte de la materia particulada en los sistemas fluviales, estos resultados mostraron que el río retiene más C particulado en la temporada de lluvias (15–17 % del COP y 35–73 % del CIP retenidos) con respecto a secas (9–11 % del COP y <17 % del CIP retenidos). Similarmente, Geeraert et al. (2018) encontraron relaciones directas entre la retención de sedimentos y COP con la descarga en el río tropical Tana, África, que tiene una longitud (1,100 km) y extensión de humedales similar al del río Usumacinta. Observaciones previas en el río Amazonas también indicaron una pérdida de COP durante los meses de descarga alta y pérdidas insignificantes en los meses de descarga baja (Benedetti et al. 2003). Estos autores reportaron un balance entre la retención y movilización del COP en periodos con descarga baja, coincidiendo con los valores bajos del balance de COP observados en la temporada de secas en el río Usumacinta (Figura 4). Asimismo, el depósito fue mayor en la forma inorgánica con respecto a la orgánica al retener entre 9 y 17 % del COP y entre 17 y 73 % del CIP en ambas temporadas. Aunque la sedimentación usualmente reduce el transporte del CIP a lo largo de las redes fluviales (Li et al. 2017), la retención del CIP dentro del río Usumacinta también puede reflejar la disolución de los carbonatos debido a la disminución del pH hacia la desembocadura (Tabla 3).

El balance del COD siguió el patrón de la descarga del río, con valores generalmente positivos (Figura 4) que sugieren la retención del COD a lo largo del río. Esta correspondencia refleja una relación alta entre el COD y la descarga debido al efecto de la escorrentía (p. ej., “flush effect”; Li

et al. 2017) reportada en diversos sistemas fluviales (Meybeck 2005; Raymond and Spencer 2015). No obstante, es posible que otros procesos como la oxidación (p. ej., mineralización microbiana o fotooxidación; Wang et al. 2019) o floculación (Massicotte et al. 2017; Wang et al. 2019) también actúen en la remoción del COD hacia la desembocadura a pesar de que estos resultados no revelan el mecanismo de retención. La retención del COD ocurrió en ambas temporadas en la cuenca baja, aunque fue mayor en la temporada de lluvias con respecto a secas (41 vs 14 % del COD retenido, respectivamente; Tabla 6). Este resultado coincide con observaciones en los últimos 200 km del tramo bajo del río Mississippi, EUA, en donde el COD fue retenido la mayor parte del año (≈ 10 meses; DelDuco and Xu 2019), especialmente en la temporada de lluvias. Por otro lado, el balance del COD mostró valores negativos en la temporada de lluvias en la cuenca media del río Usumacinta, indicando que el aumento de la descarga aumenta la conexión de la red hidrológica (p. ej., influencia tributarios secundarios e intermitentes) que moviliza COD. Otros trabajos en ríos tropicales reportaron una movilización y retención simultánea del COD ante el aumento de la descarga considerando tramos con mayor longitud como en el río Amazonas (p. ej., desde los tributarios a la desembocadura; Benedetti et al. 2003) y el río Tana (últimos 500 km; Geeraert et al. 2018), que pueden incluir la transferencia del C río arriba. En este sentido, las diferencias en el funcionamiento de la red hidrológica y en el transporte del COD entre las cuencas media y baja observadas en este estudio resaltan la importancia de la longitud del curso en el cálculo del balance del COD.

Las diferencias negativa y positiva de los flujos del CID en el tramo de la cuenca media y baja, respectivamente, revelaron que el río moviliza CID río arriba, mientras que la planicie costera lo retiene, independientemente del cambio de la descarga entre ambas temporadas. A medida que la temperatura aumenta y el pH disminuye río abajo (Figura 4), la disolución de los carbonatos del sistema fluvial kárstico debe aumentar el flujo del CID y por ende su movilización en la cuenca media. No obstante, la retención de este flujo en la cuenca baja puede reflejar el depósito del CID en las llanuras de inundación y la movilización del CID por otras rutas. Por ejemplo, el CID proveniente de la cuenca media, principalmente como bicarbonato (pH: 7.7–8.0), puede escapar hacia la atmósfera como CO_2 a medida que el pH disminuye hacia la desembocadura (pH: 7.3–7.9) debido posiblemente a los procesos heterotróficos en la cuenca baja. La contribución de CO_2 hacia los ríos por parte de los procesos de respiración en suelos y vegetación adyacentes usualmente es alta en los humedales de tierras bajas (Abril et al. 2014; Borges et al. 2015),

aumentando la presión parcial del CO₂ (Borges et al. 2019). Aunque estos procesos pudieron contribuir en la retención del C inorgánico, se necesitan más estudios y datos que confirmen las fuentes del CID (p ej., isotopía). A su vez, la retención del CID fue más notoria en la temporada de lluvias (49 % del CID retenido) con respecto a secas (20 %), sugiriendo que la conectividad hidrológica en la cuenca baja favorece la retención del CID en las llanuras de inundación. Este resultado coincidió con la relación directa entre la descarga y la retención del CID observada por Geeraert et al. (2018) en el río Tana.

Conclusiones

Las correlaciones entre el relieve y la cobertura terrestre a lo largo del sistema fluvial indicaron que la cobertura relativa de los bosques y zonas urbanizadas se relacionan con el aumento del COP hacia la temporada de lluvias, mientras que el relieve se relaciona con el aumento estacional del CIP. No obstante, esta observación depende de la escala espacial considerada, a medida que las comparaciones a nivel de las subcuencas tributarias mostraron un incremento simultáneo del C particulado (COP y CIP) en la temporada de lluvias en las regiones con mayor cobertura relativa de bosque (>75 %) y elevación (>110 m s.n.m.).

Asimismo, los datos de las fracciones disueltas del C mostraron una correlación entre las tierras de cultivo y la vegetación de humedales con el incremento del COD en la temporada de lluvias y del CID en secas, independientemente de la escala espacial. El impacto de estos ambientes sobre la variación del C es alto a medida que la fracción disuelta contribuye más a las disimilitudes espaciales y temporales observadas en la variación del C en el río. Junto con el dominio esperado de los procesos de disolución de carbonatos en la cuenca, el procesamiento y almacenamiento del carbono orgánico en humedales desempeña un papel clave en la transformación y presupuesto del C en el río Usumacinta.

Por otro lado, los modelos aditivos generalizados mostraron que la divergencia del río en la cuenca baja modifica el efecto del cambio hidrológico estacional sobre los cambios longitudinales del COP y COD. Este resultado sugiere que el aumento del bosque de manglar hacia la desembocadura del río distributivo amortigua los cambios de la descarga y suministra CO de manera continua en ambas temporadas.

Los balances del flujo del COP, CIP, COD y CID evidenciaron que el río Usumacinta cambia su función en el transporte del C entre las cuencas media y baja puesto que cambia de la movilización del C en la cuenca media a la retención del C en la cuenca baja, especialmente en la fracción disuelta. No obstante, la movilización del C fue mayor en la temporada de lluvias. La cuenca baja actuó como una zona de retención del COP, CIP, COD y CID, especialmente en la temporada de lluvias, puesto que existen extensas zonas de humedales y llanuras de inundación. El aumento de la temperatura y la disminución del pH desde la cuenca media hacia la baja coincide con la retención del CID (20–49 %), sugiriendo que el CID se deposita y desgasifica (i.e., evasión de CO₂ y CH₄) antes de aproximarse a la desembocadura. En este sentido, la cuenca baja es de gran importancia en el destino y balance del C al disminuir el COP, CIP, COD y CID de la descarga del río Usumacinta al océano.

Referencias

- Abril, G., J. M. Martínez, L. F. Artigas, and others. 2014. Amazon River carbon dioxide outgassing fuelled by wetlands. *Nature* 505: 395–398. doi:10.1038/nature12797
- Alcérreca-Huerta, J. C., M. E. Callejas-Jiménez, L. Carrillo, and M. M. Castillo. 2019. Dam implications on salt-water intrusion and land use within a tropical estuarine environment of the Gulf of Mexico. *Science of The Total Environment* 652: 1102–1112. doi:10.1016/J.SCITOTENV.2018.10.288
- APHA. 2017. 2540 Solids, In Standard Methods For the Examination of Water and Wastewater. American Public Health Association.
- Arar, E. J., and G. B. Collins. 1997. Method 445.0 In Vitro Determination of Chlorophyll a and Pheophytin in Marine and Freshwater Algae by Fluorescence.
- Arreguín-Cortés, F. I., H. Rubio-Gutiérrez, R. Domínguez-Mora, and F. de Luna-Cruz. 2014. Analysis of Floods in the Tabasco Plains from 1995-2010. *Water Technology and Sciences (in Spanish)* V: 5–32.
- Balagizi, C. M., F. Darchambeau, S. Bouillon, M. M. Yalire, T. Lambert, and A. V. Borges. 2015. River geochemistry, chemical weathering, and atmospheric CO₂ consumption rates in the Virunga Volcanic Province (East Africa). *Geochemistry, Geophysics, Geosystems* 16: 2637–2660. doi:10.1002/2015GC005999
- Barnes, R. T., and P. A. Raymond. 2009. The contribution of agricultural and urban activities to inorganic carbon fluxes within temperate watersheds. *Chem Geol* 266: 318–327. doi:10.1016/j.chemgeo.2009.06.018
- Battin, T. J., S. Luysaert, L. A. Kaplan, A. K. Aufdenkampe, A. Richter, and L. J. Tranvik. 2009. The boundless carbon cycle. *Nat Geosci* 2: 598–600. doi:10.1038/ngeo618
- Benedetti, M. F., S. Mounier, N. Filizola, J. Benaim, and P. Seyler. 2003. Carbon and metal concentrations, size distributions and fluxes in major rivers of the Amazon basin. *Hydrol Process* 17: 1363–1377. doi:10.1002/hyp.1289
- Benke, A., and C. Cushing. 2005. RIVERS OF NORTH AMERICA, 1st ed. A. Benke and C. Cushing [eds.]. Academic Press.

- Borges, A. V., G. Abril, F. Darchambeau, C. R. Teodoru, J. Deborde, L. O. Vidal, T. Lambert, and S. Bouillon. 2015. Divergent biophysical controls of aquatic CO₂ and CH₄ in the World's two largest rivers. *Sci Rep* 5: 15614. doi:10.1038/srep15614
- Borges, A. V., F. F. Darchambeau, T. Lambert, and others. 2019. Variations in dissolved greenhouse gases (CO₂, CH₄, N₂O) in the Congo River network overwhelmingly driven by fluvial-wetland connectivity. *Biogeosciences* 16: 3801–3834. doi:10.5194/bg-16-3801-2019
- Buchhorn, M., B. Smets, L. Bertels, B. de Roo, M. Lesiv, N.-E. Tsendbazar, M. Herold, and S. Fritz. 2020. Copernicus Global Land Service: Land Cover 100m: collection 3: epoch 2018: Globe. doi:10.5281/ZENODO.3518038
- Cai, Y., L. Guo, X. Wang, A. K. Mojzsis, and D. G. Redalje. 2012. The source and distribution of dissolved and particulate organic matter in the Bay of St. Louis, northern Gulf of Mexico. *Estuar Coast Shelf Sci* 96: 96–104. doi:10.1016/J.ECSS.2011.10.017
- Cardoso-Mohedano, J. G., J. C. Canales-Delgadillo, M. L. Machain-Castillo, and others. 2020. Absence of hypoxia events in the adjacent coastal waters of Grijalva-Usumacinta River, Southern Gulf of Mexico. *Mar Pollut Bull* 156: 111174. doi:10.1016/j.marpolbul.2020.111174
- Chen, S., J. Zhong, S. Li, L. Ran, W. Wang, S. Xu, Z. Yan, and S. Xu. 2021. Multiple controls on carbon dynamics in mixed karst and non-karst mountainous rivers, Southwest China, revealed by carbon isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\Delta^{14}\text{C}$). *Science of The Total Environment* 791: 148347. doi:10.1016/j.scitotenv.2021.148347
- CONAGUA. 2018. Documento de Evaluación de Caudal Ecológico (DECE). Río Usumacinta.
- Cuevas-Lara, D., J. Alcocer, D. Cortés-Guzmán, I. F. Soria-Reinoso, F. García-Oliva, S. Sánchez-Carrillo, and L. A. Oseguera. 2021. Particulate Organic Carbon in the Tropical Usumacinta River, Southeast Mexico: Concentration, Flux, and Sources. *Water (Basel)* 13: 1561. doi:10.3390/w13111561
- Daniel, M. H. B., A. A. Montebelo, M. C. Bernardes, and others. 2002. Effects of urban sewage on dissolved oxygen, dissolved inorganic and organic carbon, and electrical conductivity of small streams along a gradient of urbanization in the Piracicaba river basin.
- DelDuco, E. M., and Y. J. Xu. 2019. Dissolved carbon transport and processing in North America's largest swamp river entering the Northern Gulf of Mexico. *Water (Switzerland)* 11. doi:10.3390/w11071395
- Dittmar, T., N. Hertkorn, G. Kattner, and R. J. Lara. 2006. Mangroves, a major source of dissolved organic carbon to the oceans. *Global Biogeochem Cycles* 20: n/a-n/a. doi:10.1029/2005GB002570
- Duan, S., T. S. Bianchi, and T. P. Sampere. 2007. Temporal variability in the composition and abundance of terrestrially-derived dissolved organic matter in the lower Mississippi and Pearl Rivers. *Mar Chem* 103: 172–184. doi:10.1016/J.MARCHEM.2006.07.003
- Gallardo-Cruz, J. A., C. Peralta-Carreta, J. V. Solórzano, A. I. Fernández-Montes de Oca, L. F. Nava, E. Kauffer, and J. Carabias. 2021. Deforestation and trends of change in protected areas of the Usumacinta River basin (2000–2018), Mexico and Guatemala. *Regional Environmental Change* 21:4 21: 1–15. doi:10.1007/S10113-021-01833-8
- Geeraert, N., F. O. Omengo, F. Tamooh, T. R. Marwick, A. V. Borges, G. Govers, and S. Bouillon. 2018. Seasonal and inter-annual variations in carbon fluxes in a tropical river system (Tana River, Kenya). *Aquat Sci* 80: 19. doi:10.1007/s00027-018-0573-4
- González, M. A. B., F. P. Pellat, C. O. C. Gaistardo, J. A. A. Espinoza, V. M. Romero, J. C. De, and C. Cabrera. 2016. Mapa de erosión de los suelos de México y posibles implicaciones en el almacenamiento de carbono orgánico del suelo. *Terra Latinoamericana* 34: 271–288.

- Grosbois, C., P. Négrel, D. Grimaud, and C. Fouillac. 2001. An Overview of Dissolved and Suspended Matter Fluxes in the Loire River Basin: Natural and Anthropogenic Inputs. *Aquat Geochem* 7: 81–105.
- Guerra-Martínez, V., and S. Ochoa-Gaona. 2005. Identificación y variación del uso de suelo en la Reserva Pantanos de Centla, Tabasco (1990-2000) mediante sensores remotos y sistemas de información geográfica. *Ra Ximhai* 1: 325–346.
- Hilton, R. G. 2017. Climate regulates the erosional carbon export from the terrestrial biosphere. *Geomorphology* 277: 118–132. doi:10.1016/j.geomorph.2016.03.028
- Hope, D., M. F. Billett, and M. S. Cresser. 1994. A review of the export of carbon in river water: Fluxes and processes. *Environmental Pollution* 84: 301–324. doi:10.1016/0269-7491(94)90142-2
- Howarth, R. W. 2008. Coastal nitrogen pollution: A review of sources and trends globally and regionally. *Harmful Algae* 8: 14–20. doi:10.1016/J.HAL.2008.08.015
- Juhlke, T. R., R. Van Geldern, F. Huneau, E. Garel, S. Santoni, H. Hemmerle, and J. A. C. Barth. 2019. Riverine carbon dioxide evasion along a high-relief watercourse derived from seasonal dynamics of the water-atmosphere gas exchange. *Science of the Total Environment* 657: 1311–1322. doi:10.1016/j.scitotenv.2018.12.158
- Keller, C. K. 2019. Carbon Exports from Terrestrial Ecosystems: A Critical-Zone Framework. *Ecosystems* 1–15. doi:10.1007/s10021-019-00375-9
- Kiran, S., K. Reddy, H. Gupta, U. Badimela, D. V. Reddy, R. M. Kurakalva, and D. Kumar. 2021. Export of particulate organic carbon by the mountainous tropical rivers of Western Ghats, India: Variations and controls. *Science of the Total Environment* 751: 142115. doi:10.1016/j.scitotenv.2020.142115
- de la Maza, J. 2015a. Áreas naturales protegidas en la cuenca media del río Usumacinta, p. 69–75. In J. Carabias, J. De La Maza, R. Cadena, and (Coordinadores) [eds.], *Conservación y desarrollo sustentable en la Selva Lacandona*.
- de la Maza, J. 2015b. Caracterización de la subcuenca del Lacantún, p. 79–83. In J. Carabias, J. De La Maza, R. Cadena, and (Coordinadores) [eds.], *Conservación y desarrollo sustentable de la Selva Lacandona*. Natura y Ecosistemas Mexicanos, A.C.
- Laudon, H., S. Köhler, and I. Buffam. 2004. Seasonal TOC export from seven boreal catchments in northern Sweden. *Aquat Sci* 66: 223–230. doi:10.1007/S00027-004-0700-2/METRICS
- Lauerwald, R., J. Hartmann, W. Ludwig, and N. Moosdorf. 2012. Assessing the nonconservative fluvial fluxes of dissolved organic carbon in North America. *J Geophys Res Biogeosci* 117: 1027. doi:10.1029/2011JG001820
- Lázaro-Vázquez, A., M. M. Castillo, A. Jarquín-Sánchez, L. Carrillo, and K. A. Capps. 2018. Temporal changes in the hydrology and nutrient concentrations of a large tropical river: Anthropogenic influence in the Lower Grijalva River, Mexico. *River Res Appl* 34: 649–660. doi:10.1002/rra.3301
- Lewis, W. M. 2008. Physical and Chemical Features of Tropical Flowing Waters, p. 1–21. In D. Dudgeon [ed.], *Tropical Stream Ecology*. Elsevier.
- Li, M., C. Peng, M. Wang, W. Xue, K. Zhang, K. Wang, G. Shi, and Q. Zhu. 2017. The carbon flux of global rivers: A re-evaluation of amount and spatial patterns. *Ecol Indic* 80: 40–51. doi:10.1016/j.ecolind.2017.04.049
- Li, S. L., C. Q. Liu, J. A. Chen, and S. J. Wang. 2021. Karst ecosystem and environment: Characteristics, evolution processes, and sustainable development. *Agric Ecosyst Environ* 306: 107173. doi:10.1016/J.AGEE.2020.107173

- Li, S. L., C. Q. Liu, J. Li, Y. C. Lang, H. Ding, and L. Li. 2010. Geochemistry of dissolved inorganic carbon and carbonate weathering in a small typical karstic catchment of Southwest China: Isotopic and chemical constraints. *Chem Geol* 277: 301–309. doi:10.1016/J.CHEMGEO.2010.08.013
- Liu, F., and D. Wang. 2022. Dissolved organic carbon concentration and biodegradability across the global rivers: A meta-analysis. *Science of The Total Environment* 818: 151828. doi:10.1016/j.scitotenv.2021.151828
- Lloret, E., C. Dessert, J. Gaillardet, P. Albéric, O. Crispi, C. Chaduteau, and M. F. Benedetti. 2011. Comparison of dissolved inorganic and organic carbon yields and fluxes in the watersheds of tropical volcanic islands, examples from Guadeloupe (French West Indies). *Chem Geol* 280: 65–78. doi:10.1016/j.chemgeo.2010.10.016
- Maranger, R., S. E. Jones, and J. B. Cotner. 2018. Stoichiometry of carbon, nitrogen, and phosphorus through the freshwater pipe. *Limnol Oceanogr Lett* 3: 89–101. doi:10.1002/lol2.10080
- Marshall, J. S. 2007. The Geomorphology and Physiographic Provinces of Central America, p. 1–51. In Jochen Bundschuh and G.E. Alvarado Induni [eds.], *Central America : geology, resources and hazards*. Taylor & Francis.
- Massicotte, P., E. Asmala, C. Stedmon, and S. Markager. 2017. Global distribution of dissolved organic matter along the aquatic continuum: Across rivers, lakes and oceans. *Science of The Total Environment* 609: 180–191. doi:10.1016/j.scitotenv.2017.07.076
- Meybeck, M. 2005. Origins and Behaviors of Carbon Species in World Rivers, p. 209–238. In E.J. Roose, R. Lal, C. Feller, B. Barthes, and B.A. Stewart [eds.], *Soil Erosion and Carbon Dynamics*. CRC Press.
- Moreira-Turcq, P., M. P. Bonnet, M. Amorim, M. Bernardes, C. Lagane, L. Maurice, M. Perez, and P. Seyler. 2013. Seasonal variability in concentration, composition, age, and fluxes of particulate organic carbon exchanged between the floodplain and Amazon River. *Global Biogeochem Cycles* 27: 119–130. doi:10.1002/gbc.20022
- Moyer, R. P., C. E. Powell, D. J. Gordon, J. S. Long, and C. M. Bliss. 2015. Abundance, distribution, and fluxes of dissolved organic carbon (DOC) in four small sub-tropical rivers of the Tampa Bay Estuary (Florida, USA). *Applied Geochemistry* 63: 550–562. doi:10.1016/j.apgeochem.2015.05.004
- Nkoue Ndong, G. R., J.-L. Probst, J. Ndjama, and others. 2021. Stable Carbon Isotopes $\delta^{13}\text{C}$ as a Proxy for Characterizing Carbon Sources and Processes in a Small Tropical Headwater Catchment: Nsimi, Cameroon. *Aquat Geochem* 27: 1–30. doi:10.1007/s10498-020-09386-8
- Ogawa, Y., Y. Okamoto, R. B. Sadaba, and M. Kanzaki. 2021. Sediment organic matter source estimation and ecological classification in the semi-enclosed Batan Bay Estuary, Philippines. *International Journal of Sediment Research* 36: 110–119. doi:10.1016/j.ijsrc.2020.05.007
- Palomeque de La Cruz, M. A., and A. G. Alcántara. 2008. Análisis del cambio de uso de suelo y las actividades productivas en el parque estatal Cañón del Usumacinta en Tenosique, Tabasco. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.
- Park, J. H., O. K. Nayna, M. S. Begum, and others. 2018. Reviews and syntheses: Anthropogenic perturbations to carbon fluxes in Asian river systems - Concepts, emerging trends, and research challenges. *Biogeosciences* 15: 3049–3069. doi:10.5194/bg-15-3049-2018
- Peel, M. C., B. L. Finlayson, and T. A. McMahon. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrol Earth Syst Sci* 11: 1633–1644. doi:10.5194/hess-11-1633-2007
- QGIS.org. 2021. QGIS Geographic Information System.

- Qiao, J., H. Bao, D. Huang, D.-W. Li, T.-Y. Lee, J.-C. Huang, and S.-J. Kao. 2020. Runoff-driven export of terrigenous particulate organic matter from a small mountainous river: sources, fluxes and comparisons among different rivers. *Biogeochemistry* 147: 71–86. doi:10.1007/s10533-019-00629-7
- Ran, L., X. X. Lu, H. Sun, J. Han, R. Li, and J. Zhang. 2013. Spatial and seasonal variability of organic carbon transport in the Yellow River, China. *J Hydrol (Amst)* 498: 76–88. doi:10.1016/j.jhydrol.2013.06.018
- Raymond, P. A., J. Hartmann, R. Lauerwald, and others. 2013. Global carbon dioxide emissions from inland waters. *Nature* 503: 355–359. doi:10.1038/nature12760
- Raymond, P. A., N.-H. Oh, R. E. Turner, and W. Broussard. 2008. Anthropogenically enhanced fluxes of water and carbon from the Mississippi River. *Nature* 451: 449–452. doi:10.1038/nature06505
- Raymond, P. A., and R. G. M. Spencer. 2015. Riverine DOM, p. 509–533. In *Biogeochemistry of Marine Dissolved Organic Matter: Second Edition*. Elsevier Inc.
- Ren, W., H. Tian, W. J. Cai, and others. 2016. Century-long increasing trend and variability of dissolved organic carbon export from the Mississippi River basin driven by natural and anthropogenic forcing. *Global Biogeochem Cycles* 30: 1288–1299. doi:10.1002/2016GB005395
- Richey, J. E., J. M. Melack, A. K. Aufdenkampe, V. M. Ballester, and L. L. Hess. 2002. Outgassing from Amazonian rivers and wetlands as a large tropical source of atmospheric CO₂. *Nature* 416: 617–620. doi:10.1038/416617a
- Saavedra Guerrero, Arístides., D. M. López López, and L. A. Castellanos Fajardo. 2015. Descripción del medio físico de la cuenca media del río Usumacinta en México, p. 19–34. In J. Carabias, J. De La Maza, R. Cadena, and (Coordinadores) [eds.], *Conservación y desarrollo sustentable en la Selva Lacandona. 25 años de actividades y experiencias*. Natura y Ecosistemas Mexicanos, A.C.
- Sánchez-Hernández, R., J. De Dios Mendoza-Palacios, J. C. De, C. Reyes, J. E. Mendoza Martínez, and R. Ramos-Reyes. 2013. Erosión potencial en la cuenca baja Grijalva-Usumacinta. *Universidad y ciencia* 29: 153–161.
- Shi, J., B. Wang, F. Wang, and X. Peng. 2018. Sources and fluxes of particulate organic carbon in the Wujiang cascade reservoirs, southwest China. *Inland Waters* 8: 141–147. doi:10.1080/20442041.2018.1443551
- Shin, W. J., G. S. Chung, D. Lee, and K. S. Lee. 2011. Hydrology and Earth System Sciences Dissolved inorganic carbon export from carbonate and silicate catchments estimated from carbonate chemistry and $\delta^{13}\text{C}$ DIC. *Hydrol. Earth Syst. Sci* 15: 2551–2560. doi:10.5194/hess-15-2551-2011
- Soares, D., and A. García. 2017. La cuenca del río Usumacinta desde la perspectiva del cambio climático, Instituto Mexicano de Tecnología del Agua.
- Soria-Reinoso, I., J. Alcocer, S. Sánchez-Carrillo, F. García-Oliva, D. Cuevas-Lara, D. Cortés-Guzmán, and L. A. Oseguera. 2022. The Seasonal Dynamics of Organic and Inorganic Carbon along the Tropical Usumacinta River Basin (Mexico). *Water (Switzerland)* 14. doi:10.3390/w14172703
- Strohmeier, S., K.-H. Knorr, M. Reichert, S. Frei, J. H. Fleckenstein, S. Peiffer, and E. Matzner. 2013. Concentrations and fluxes of dissolved organic carbon in runoff from a forested catchment: insights from high frequency measurements. *Biogeosciences* 10: 905–916. doi:10.5194/bg-10-905-2013
- Syvitski, J. P. M., S. Cohen, A. J. Kettner, and G. R. Brakenridge. 2014. How important and different are tropical rivers?-An overview. *Geomorphology* 227: 5–17. doi:10.1016/j.geomorph.2014.02.029
- Syvitski, J. P. M., and J. D. Milliman. 2007. Geology, Geography, and Humans Battle for Dominance over the Delivery of Fluvial Sediment to the Coastal Ocean. *J Geol* 115: 1–19. doi:10.1086/509246

- Tanaka, Y., E. Minggat, and W. Roseli. 2021. The impact of tropical land-use change on downstream riverine and estuarine water properties and biogeochemical cycles: a review. *Ecol Process* 10: 40. doi:10.1186/s13717-021-00315-3
- Tao, S., T. I. Eglinton, L. Zhang, Z. Yi, D. B. Montluçon, C. McIntyre, M. Yu, and M. Zhao. 2018. Temporal variability in composition and fluxes of Yellow River particulate organic matter. *Limnol Oceanogr* 63: S119–S141. doi:10.1002/lno.10727
- They, N. H., A. M. Amado, and J. B. Cotner. 2017. Redfield Ratios in Inland Waters: Higher Biological Control of C:N:P Ratios in Tropical Semi-arid High Water Residence Time Lakes. *Front Microbiol* 0: 1505. doi:10.3389/FMICB.2017.01505
- Tranvik, L. J., J. J. Cole, and Y. T. Prairie. 2018. The study of carbon in inland waters—from isolated ecosystems to players in the global carbon cycle. *Limnol Oceanogr Lett* 3: 41–48. doi:10.1002/lol2.10068
- U.S. Geological Survey. 2000. USGS EROS Archive - Digital Elevation - Shuttle Radar Topography Mission (SRTM).
- Wang, W.-F., S.-L. Li, J. Zhong, S. C. Maberly, C. Li, F.-S. Wang, H.-Y. Xiao, and C.-Q. Liu. 2020. Climatic and anthropogenic regulation of carbon transport and transformation in a karst river-reservoir system. *Science of the Total Environment* 707: 135628. doi:10.1016/j.scitotenv.2019.135628
- Wang, X., Y. Wu, H. Bao, S. Gan, and J. Zhang. 2019. Sources, Transport, and Transformation of Dissolved Organic Matter in a Large River System: Illustrated by the Changjiang River, China. *J Geophys Res Biogeosci* 124: 3881–3901. doi:10.1029/2018JG004986
- Ward, N. D., A. V. Krusche, H. O. Sawakuchi, and others. 2015. The compositional evolution of dissolved and particulate organic matter along the lower Amazon River—Óbidos to the ocean. *Mar Chem* 177: 244–256. doi:10.1016/j.marchem.2015.06.013
- Wehrli, B. 2013. Conduits of the carbon cycle. *Nature* 503: 346–347. doi:10.1038/503346a
- Yates, C. A., P. J. Johnes, A. T. Owen, and others. 2019. Variation in dissolved organic matter (DOM) stoichiometry in U.K. freshwaters: Assessing the influence of land cover and soil C:N ratio on DOM composition. *Limnol. Oceanogr* 64: 2328–2340. doi:10.1002/lno.11186
- Zhao, H., Q. Xiao, C. Zhang, Q. Zhang, X. Wu, S. Yu, Y. Miao, and Q. Wang. 2020. Transformation of DIC into POC in a karst river system: evidence from $\delta^{13}\text{C}$ DIC and $\delta^{13}\text{C}$ POC in Lijiang, Southwest China. *Environ Earth Sci* 79: 295. doi:10.1007/s12665-020-09039-7

Capítulo II: Fuentes de carbono orgánico particulado a través de una red fluvial tropical: aproximación desde un modelo de mezcla bayesiano

Introducción

Aproximadamente 0.5 Pg de carbono orgánico transportado por los ríos desembocan en los océanos y la mitad lo hace en forma de carbono orgánico particulado (COP) (Schlesinger and Melack 1981; Li et al. 2017). El COP de los ríos puede derivar de la atmosfera a través de la fijación de CO₂ o del carbono (C) almacenado en las rocas a través de la meteorización. La diferencia entre ambos procesos refleja la regulación del C terrestre y atmosférico a escalas geológicas a través del depósito del C en los ambientes marinos (Meybeck 1993; Ludwig et al. 1996; Galy et al. 2015). La producción primaria en los ríos también puede regular el depósito de C, pero en escalas más cortas. Por ejemplo, el incremento del COP autóctono, originado de la producción primaria *in situ* del fitoplancton, puede reducir la concentración de CO₂ en los ríos durante la fotosíntesis (Bouillon et al. 2012). Así, una fracción considerable del depósito del C en los ríos depende de la variabilidad del COP considerando los cambios temporales y espaciales de las fuentes autóctonas y alóctonas (Bouchez et al. 2014).

La variación hidrológica estacional usualmente regula los suministros y flujos del COP en los ríos tropicales. El flujo de COP alóctono derivado de la materia terrestre incrementa con la descarga en los ríos, mientras que las condiciones de baja descarga favorecen la producción primaria, pero disminuyen el flujo de COP (Mbaye et al. 2016). No obstante, este efecto estacional no siempre es claro, especialmente en los ríos tropicales (Lloret et al. 2012).

Las investigaciones han utilizado las proporciones de isótopos estables de C ($\delta^{13}\text{C}$) para rastrear las fuentes de COP en los sistemas fluviales, aunque existen algunas limitaciones en el uso de la isotopía estable como herramienta para determinar las fuentes de la materia orgánica (MO). Debido al enriquecimiento o empobrecimiento del ^{13}C en los procesos metabólicos dentro de los tejidos de los organismos (p. ej., fotosíntesis o respiración), el COP suele tener diferente composición con respecto a las razones $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$. Por ejemplo, las plantas con metabolismo C3 suelen tener $\delta^{13}\text{C}$ entre -35‰ a -20‰ , y las plantas C4 presentan un $\delta^{13}\text{C}$ entre -15‰ a -9‰ (Hoefs 2015). No obstante, el rango del $\delta^{13}\text{C}$ generalmente coincide entre las plantas terrestres con

metabolismo C3 y el fitoplancton de agua dulce (Lamb et al. 2006), limitando el uso de las proporciones isotópicas para rastrear fuentes del COP, principalmente cuando se usa exclusivamente las proporciones isotópicas como método (Qiao et al. 2020). Analizar las proporciones isotópicas utilizando enfoques como modelos de mezcla bayesianos, que han demostrado una precisión adecuada para estimar las fuentes de sedimentos (Du et al. 2019), puede ofrecer nueva información para comprender el transporte del COP en sistemas fluviales utilizando otros rastreadores como la clorofila-a fitoplanctónica y las relaciones estequiométricas de los nutrientes.

Los estudios suelen identificar las variaciones estacionales de la cantidad y fuentes del COP en regiones aisladas de los ríos, ya sea en ríos de cabecera o cerca de la desembocadura al océano. Esta limitación restringe el entendimiento integral de la dinámica del COP a lo largo del continuo acuático de los sistemas fluviales. Por ejemplo, la presencia de llanuras de inundación y humedales puede disminuir el flujo de COP a través de la transformación de C hacia formas disueltas y mineralización (evasión de CO₂), aunque también puede incrementarlo a través de la producción primaria. Esto afecta la descarga del COP hacia los océanos (Hedges et al. 1986; Richey et al. 1990; Moreira-Turcq et al. 2003).

Aunque las estimaciones globales de los balances de C indican que la descarga de COP a los océanos es particularmente importante en los trópicos, aún existe una gran incertidumbre de la dinámica fluvial del C en los trópicos debido a la poca representación de los datos. Los estudios no consideran una representatividad integral de la variación espacial y temporal del COP, ni cuentan con estimaciones directas del flujo del COP (p. ej., información obtenida a partir de regresiones del flujo de los sólidos suspendidos; Huang et al. 2012; Geeraert et al. 2017a). Asimismo, el procesamiento y los flujos de MO todavía son poco estudiados en los sistemas fluviales tropicales, en donde el rápido crecimiento de la población y los cambios en el uso de suelo implican alteraciones de la captación y procesamiento de la materia (Maranger et al. 2018). Por consiguiente, identificar el cambio de las fuentes y la cantidad de COP, bajo un marco estacional, mostrará el vacío en la comprensión del ciclo del C a escala regional y global.

El río Usumacinta es el río de mayor longitud en Mesoamérica, y se encuentra entre los ríos tropicales con mayor descarga, longitud y área de drenaje en Norte América. Su cuenca se extiende

por Guatemala y México, en donde importantes cambios biofísicos e hidrológicos ocurren: pendientes pronunciadas y selva húmeda tropical conservada dominan el paisaje de la cuenca media, mientras que un área extensa de llanuras de inundación, humedales y lagos someros asociados a La Reserva de La Biosfera Pantanos de Centla sobresale en la cuenca baja. La estacionalidad climática y el ensamble de paisajes debería controlar la hidrología del río y la dinámica de COP en América Central, aunque no hay información actualmente disponible sobre este tema.

En este estudio, el objetivo principal fue determinar el efecto de la estacionalidad hidrológica (lluvias y secas) sobre el suministro de COP fluvial a través de la cuenca media y baja del río Usumacinta. Para ello, se plantearon dos preguntas: ¿La fuente de COP cambia estacionalmente a lo largo de la cuenca media y baja del río Usumacinta y sus principales tributarios? ¿Qué efecto tienen las llanuras de inundación y humedales en la cuenca baja sobre el suministro de COP estacionalmente? Se espera: 1) una mayor proporción de COP alóctono en la cuenca media con paisajes de mayor relieve y área forestal en comparación con la cuenca baja en donde la velocidad de la corriente menor y turbidez baja promueve la producción fotosintética de COP autóctono, 2) un incremento en la concentración de COP alóctono a lo largo de la cuenca media y baja del río en la temporada de lluvias asociada a la erosión y arrastre de material terrestre de la cuenca.

Los cambios de la concentración y $\delta^{13}\text{C}$ del COP, las concentraciones de clorofila-a y de sólidos suspendidos totales, así como la proporción C/N de la materia orgánica particulada (MOP) fueron analizados en función de la variación hidrológica entre las temporadas de lluvias y secas para evidenciar los mecanismos que ejercen más control en las fuentes y cantidad del COP en la cuenca media y baja del río Usumacinta.

Materiales y Métodos

Sitio de estudio

La cuenca hidrológica del río Usumacinta abarca desde el norte de Guatemala hasta el sureste mexicano. La cuenca del río Usumacinta se encuentra entre $14^{\circ} 55'$ y $18^{\circ} 35'$ N y $21^{\circ} 20'$ y $94^{\circ} 15'$ W (CONAGUA 2018c). Cubre un área de $\sim 77,000 \text{ km}^2$ en territorio mexicano y guatemalteco (CCGSS 2017). La altitud máxima en la cuenca es 3,800 m (Benke 2009).

El clima es húmedo tropical, con una temperatura anual media entre 8 y 12 °C en la parte alta de la cuenca (>1,000 m) y entre 26 y 36 °C en la parte baja (<1,000 m) (Soares and García 2017). La temporada de lluvias ocurre entre mayo y octubre, con un promedio anual de 4,500 mm. Durante esta temporada, las tormentas tropicales provocan incrementos en la descarga de agua y causan inundaciones en la parte baja de la cuenca. La temporada de secas ocurre entre noviembre y abril, con un promedio anual de 200 mm (Grotsky and Carton 2003).

La cuenca se divide geográfica y morfológicamente en una zona montañosa (parte alta y media) y una planicie costera (parte baja; Benke 2009). La litología en la zona montañosa está compuesta por dolomitas, granitos y calizas de origen sedimentario y volcánico. La planicie costera contiene principalmente rocas sedimentarias aluviales. Asimismo, ambas zonas se caracterizan por paisajes kársticos con rocas carbonatadas de procedencia sedimentaria continental y marina de origen Cretácico y Cenozoico (Muñoz-Salinas et al. 2016).

Los bosques perennifolios, de coníferas y pino–encino abarcaban el 85 % del área de la cuenca media en el año 2000, pero tuvieron una reducción del 14 % en los últimos 15 años (Peralta-Carreta et al. 2019). El remplazo de la cobertura vegetal natural por cultivos agrícolas, ganadería y desarrollo urbano en la cuenca media ha causado mayor erosión y eventos como deslizamiento de tierra e inundaciones durante eventos de lluvia intensa (García and Kauffer 2011). Los bosques de manglar y otras plantas hidrófitas cubren la parte baja de la cuenca y representan el 8 % de la cuenca Usumacinta (Sánchez-Hernández et al. 2013). Los lagos y humedales conectados al cauce principal del río Usumacinta albergan macrófitas flotantes y sumergidas, que responden a los cambios estacionales hidrológicos de acuerdo con el cambio de su biomasa (Castillo 2020).

Muestreo

Las campañas de muestreo se realizaron en las temporadas de lluvias (octubre–noviembre) del año 2018 y secas (abril–mayo) del año 2019 en la sección del territorio mexicano que cubre las cuencas media y baja del río Usumacinta. Se estudiaron 20 sitios distribuidos desde la cuenca media (M1–M10) hasta la cuenca baja (B1–B10): 5 en la subcuenca Lacantún (M1–M5); 3 en la confluencia de los ríos provenientes de las subcuencas Chixoy y La Pasión (M6–M8); 2 en el cauce principal de la cuenca media (M9–M10); 3 en la confluencia con el río proveniente de la subcuenca San Pedro (B1–B3); 3 en el río distributivo San Pedro–San Pablo (B4, B8 y B9); 3 en la

confluencia con el río Grijalva (B5, B6 y B7); y por último uno en la desembocadura principal (B10). Por logística y representación hidrológica, se establecieron sitios de muestreo 2 km antes (uno por cada vertiente) y 2 km después de cada confluencia.

En cada estación de muestreo se estableció un transecto transversal en donde se ubicaron tres puntos de muestreo equidistantes: uno al centro y dos a los costados del transecto, excepto en tributarios menores, que se representaron con un punto al centro. En cada punto se tomó una muestra de agua a 1/3 de la profundidad con una botella de tipo Van-Dorn.

Para evaluar el origen del COP en el río Usumacinta, se consideraron cuatro fuentes potenciales, tres alóctonas (fuentes terrestres), hojas de plantas C3 y C4 y MOP del suelo aledaña al río y una fuente autóctona (fuente acuática), el perifiton. Las muestras se recolectaron en los sitios M5, M8, M9, M10, B3 y B7 para representar el cauce y tributarios principales; sólo se pudo obtener perifiton (i.e., *Cladophora* y *Oedogonium*) y hojas C4 en la temporada de secas. Las hojas se recolectaron en la superficie del suelo por fuera de la planicie inundable y se guardaron en bolsas de plástico selladas en oscuridad y frío (-10°C). El suelo se obtuvo a una profundidad de 10 cm (horizonte O) fuera de la planicie inundable usando un tubo PVC (diámetro: 10 cm) y una espátula y se almacenó en bolsas de plástico selladas oscuridad y frío (-10°C). Los componentes grandes ($>2\text{mm}$) fueron removidos de las muestras de suelo. El perifiton fue obtenido por raspado de la superficie (i.e. rocas) promedio de 10 cm^2 , lavado con agua destilada y almacenado en bolsas de plástico selladas en oscuridad y frío (-10°C).

Métodos Analíticos

Clorofila a y Sólidos Suspendidos Totales

La concentración de clorofila a (Clor-a) se obtuvo mediante el método 445.0 de EPA (Arar and Collins 1997). La muestra de agua se filtró por triplicado (20–100 ml) en filtros GF/F (Whatman; $0.7\ \mu\text{m}$). Los filtros se almacenaron en cajas Petri en oscuridad y frío (-10°C). Posteriormente, a cada filtro se le añadió 10 ml de acetona al 10 % en tubos de centrifugado, que se almacenaron a 4°C entre 12 y 24 h para extraer el pigmento. Por último, los tubos se centrifugaron (2700 rpm/15 min) para obtener el sobrenadante y medir la Clor-a extraída con un fluorómetro digital (Turner Designs 10-AU). La concentración reportada es el valor promedio del triplicado.

Para obtener la concentración de los sólidos suspendidos totales (SST) se empleó el método 2540 para sólidos de APHA (APHA 2017). La muestra del río se filtró previamente por una malla de 100 μm (poro nominal) para eliminar los organismos grandes (“large swimmers”) de la muestra. Posteriormente, las muestras se filtraron por duplicado (300–1000 ml, dependiendo de la concentración de partículas) en filtros de microfibras de vidrio GF/F (Whatman; apertura de poro nominal 0.7 μm) previamente calcinados (550 °C/4 h) y pesados. Los filtros para SST se secaron (50 °C/48 h) y pesaron nuevamente. La concentración se obtuvo con el contenido de los filtros y el volumen filtrado conocido. La concentración reportada es el valor promedio del duplicado.

COP y relación COP/NP

Para obtener las masas del COP y nitrógeno particulado (NP), las muestras de agua se filtraron por duplicado en filtros GF/F (Whatman) que fueron previamente calcinados (550°C/4 h) para evitar la contaminación de residuos orgánicos. Los filtros fueron acidificados utilizando HCl al 10 % para eliminar carbonatos (Galy et al. 2007; Ran et al. 2013), secados (60°C) y guardados en papel aluminio previamente calcinado y en cajas Petri en condiciones de oscuridad y frío (–10°C). Posteriormente, el contenido de C y N de los filtros se midió en un analizador elemental (Carlo Erba NC2100). La concentración del COP se calculó con el contenido de los filtros y el volumen de agua filtrado. La concentración reportada fue el valor promedio del duplicado. El contenido de los filtros se usó para obtener la relación COP/NP.

$\delta^{13}\text{C}$ del COP y de sus fuentes potenciales

Para rastrear las fuentes potenciales del COP se midió y comparó la abundancia de los isótopos estables del C ($\delta^{13}\text{C}$) en el COP ($\delta^{13}\text{C}$ -COP) y en sus fuentes potenciales. El procedimiento para medir el $\delta^{13}\text{C}$ -COP fue similar a la medición de la concentración del COP, aunque el residuo en los filtros GF/F se liofilizó por periodos de 24 horas para obtener las muestras secas. Posteriormente, las muestras se pulverizaron en un mortero con un pistilo, ambos de ágata. El pulverizado de COP y de las fuentes potenciales se pesó hasta obtener muestras de 4.5 mg y se almacenó en viales de vidrio que se mantuvieron en una desecadora hasta su análisis por espectrofotometría de masas.

Las hojas y el perifiton fueron lavadas con agua destilada para remover tierra y materia en descomposición adherida a sus superficies. Las muestras de suelo fueron acidificadas con una solución de HCl al 10 % para eliminar carbonatos y el componente lábil del C orgánico (Galy et al. 2007; Ran et al. 2013). Todas las muestras de las fuentes potenciales fueron secadas (60°C/48h) y molidas a polvo con un mortero y pistilo de ágata y pesadas con una balanza comparadora de masas (Mettler) hasta obtener 4.5 mg que se almacenó en viales de vidrio dentro de una desecadora.

La determinación de $\delta^{13}\text{C}$ se hizo por el método de combustión (Dumas); el cual consiste en convertir el C en CO_2 para posteriormente ser analizado en un espectrómetro de masas y obtener la proporción de isótopos estables de cada muestra.

Manejo de datos y análisis estadísticos

Los valores $\delta^{13}\text{C}$ tuvieron una incertidumbre de $\pm 0.1\%$ y fueron normalizados con base en valores de dos estándares ($\delta^{13}\text{C} = -28.73 \pm 0.06\%$ y $-11.85 \pm 0.04\%$) y se reportaron de acuerdo con la notación relacionada al estándar de belemnita Pee Dee en Viena (VPDB, por sus siglas en inglés; Ecuación 1):

$$\delta^X(\text{‰}) = [(R_{sa}/R_{std}) - 1] \times 1000 \quad \text{Ecuación 1}$$

En donde X es ^{13}C calculado como partes por mil, R_{sa} es la proporción isotópica de la muestra ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$), y R_{std} es la proporción isotópica del estándar (VPDB para el C).

Debido a que el fitoplancton es una fuente importante de COP en los ríos y a que no se logró obtener suficiente muestra de fitoplancton por limitaciones logísticas, se usó el $\delta^{13}\text{C}$ reportado para el fitoplancton de agua dulce en la bibliografía de Kendall et al. (2001), Lamb et al. (2006) y Cleveland y Liptzin (2007). A la par del $\delta^{13}\text{C}$ en la bibliografía, se usaron parámetros relacionados con la concentración de Clor-a y SST (detallados más adelante) para determinar los patrones espaciales y estacionales del desarrollo fitoplanctónico.

Para conocer el contenido del C orgánico en la carga de los SST (COP%) se usó la proporción: $\text{COP}/\text{SST} \times 100 \%$. De acuerdo con Giorgio y Gasol (1995), la concentración de la biomasa fitoplanctónica (CALG , mg C l^{-1}) se puede calcular a partir de la concentración de Clor-a

considerando que 1 mg de Clor-a es equivalente a 40 mg de C, por lo que se usó para calcular la proporción del C autóctono (C_{AUTO}) en el COP (Shi et al. 2018) y SST ($C_{ALG}\%$) mediante: $C_{ALG} \div COP \cdot 100\%$ y $C_{ALG} \div SST \cdot 100\%$, respectivamente. La proporción alóctona del COP (C_{ALLO}) se obtuvo mediante: $C_{ALLO} = 1 - C_{AUTO} \cdot COP\%$ y $C_{ALG}\%$ se usaron para comparar el contenido orgánico de la materia particulada entre temporadas. El COP/NP y C_{AUTO} / C_{ALLO} se usaron para rastrear los cambios entre las fuentes autóctonas y alóctonas y los tipos de materia orgánica de la que derivó el COP tales como plantas terrestres vasculares, suelo y fitoplancton en los tributarios y cauce principal.

Asimismo, la contribución del C orgánico de cada fuente potencial en la mezcla del COP del río se evaluó usando un modelo de mezcla bayesiano generado con el paquete MixSIAR (v. 3.1.9) en R (v. 4.0.5.10) que utiliza una ecuación de conservación de masa (Ecuación 2):

$$X_{ij} = \sum_{k=1}^p g_{ik} f_{jk} + e_{ij} \quad \text{Ecuación 2}$$

El modelo utilizó el COP/NP y $\delta^{13}C$ como trazadores (X_{ij}). No se consideró el error (e_{ij}) en el modelo ya que hubo una sola mezcla por sitio, ni se presentó información adicional para la mezcla (“uninformative prior”). Los parámetros de Markov Chain Monte Carlo (3 cadenas) se establecieron como normales, lo cual garantiza que las pruebas de diagnóstico de Gelman-Rubin ($< 1,05$) y Geweke sean apropiadas para la convergencia del modelo. Finalmente, producimos un modelo mixto bajo dos factores: temporada y sitio (efectos fijos). La contribución relativa de las fuentes se representó como la estimación de probabilidad media. El alfa para el modelo fue 0.05.

La distribución espacial y estacional de las fuentes de COP se evaluó mediante pruebas paramétricas (t de Student y ANDEVA) y pruebas no paramétricas (U de Mann-Whitney y Kruskal-Wallis). Estas últimas se evaluaron para grupos con la misma forma de la distribución de frecuencias. Asimismo, se emplearon ajustes de regresión lineales y no lineales para determinar la relación entre las variables y tendencias longitudinales. Las pruebas se realizaron en la paquetería de SigmaPlot versión 14, con un nivel alfa de 0.05.

Resultados

COP% y *C_{ALG}%*

En la temporada de lluvias, el COP% promedió 3.3 ± 1.4 % (1.5–7.5 %). El COP% fue menor a 2.3 % (Q_1) en M5, M9 y B1–B3 y mayor a 3.7 % (Q_3) en M4, M7, B4, B6 y B8. El C_{ALG} % promedió 0.18 ± 0.18 % (0.02–0.75 %). El C_{ALG} % fue menor a 0.07 % (Q_1) de M1 a M5, excepto M4, y mayor a 0.21 % (Q_3) en B1, B4 y B6–B9. En la temporada de secas, el COP% promedió 10.5 ± 7.3 % (3.1–45.8 %). El COP% fue menor a 6.3 % (Q_1) en M9–B2 y B9 y mayor a 13.2 % (Q_3) en B6–B8 y B10. El C_{ALG} % tuvo un promedio de 1.93 ± 1.23 % (0.47–5.63 %) y fue menor a 0.85 % (Q_1) en M1–M5, excepto en M3, y mayor a 2.75 % (Q_3) de B6 a B8.

Estacionalmente, el COP% y C_{ALG} % fueron menores en la temporada de lluvias que en secas (Kruskal–Wallis, $H = 95.4$ y $H(3) = 111.2$, respectivamente, $p < 0.001$) y decrecieron exponencialmente con el incremento de la concentración de los SST, con una asíntota a partir de 20 mg L^{-1} de SST, aproximadamente (Figura 1).

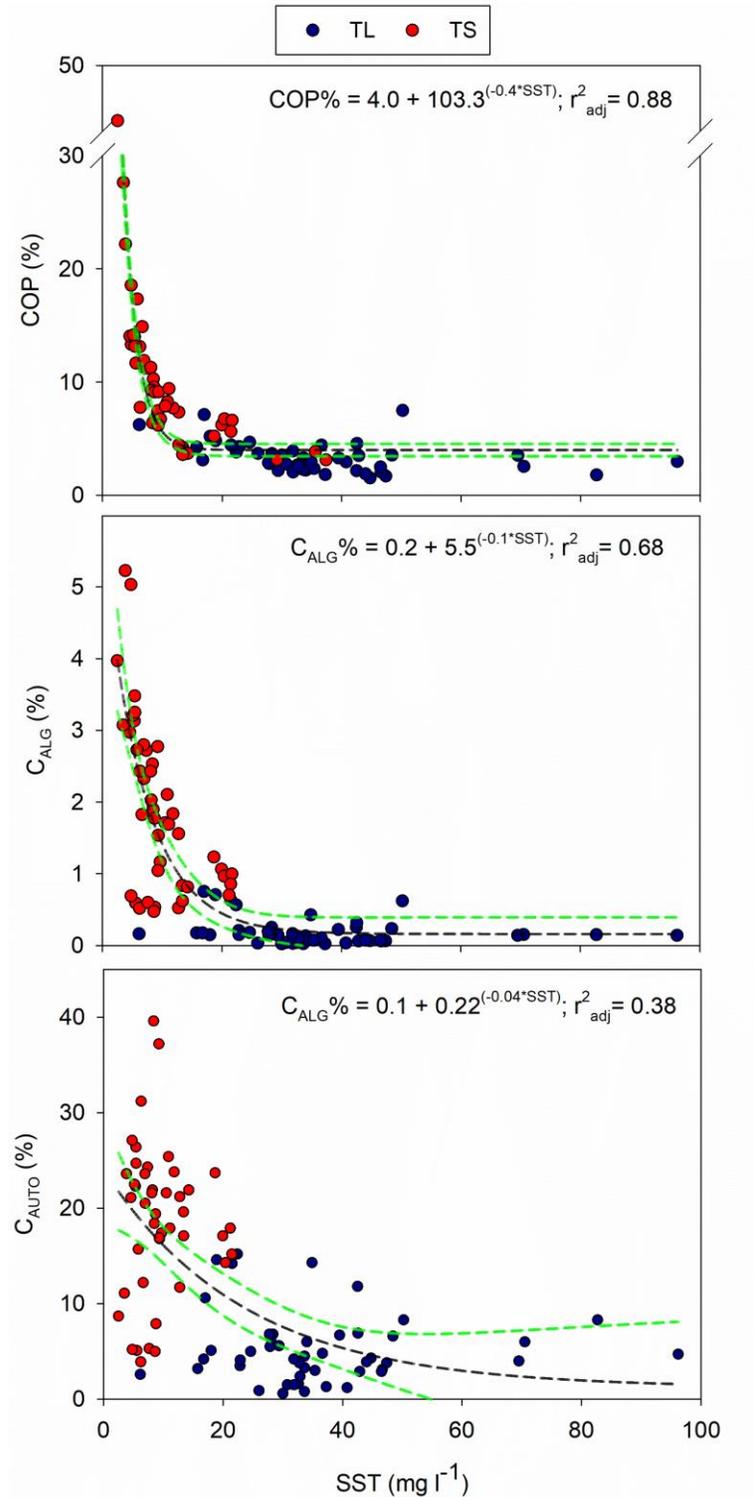


Figura 1 Contribución del COP (COP%, panel superior) y la biomasa fitoplanctónica (C_{ALG}%, panel intermedio) a los SST y de la biomasa fitoplanctónica al COP (C_{AUTO}, panel inferior) en función de la concentración de SST en sistema fluvial del río Usumacinta en las temporadas de

lluvias (TL) y secas (TS). El guion corto indica un ajuste exponencial y sus intervalos de confianza (95 %).

C_{AUTO} y COP/NP

En la temporada de lluvias, la relación C_{AUTO} promedió 5.3 ± 3.7 % (0.6–15.2 %). El C_{AUTO} fue menor a 2.9 % (Q_1) de M1 a M5 y mayores a 6.7 % (Q_3) en B1, B4, B6 y B7. La relación COP/NP promedió 13 ± 3 (7–19) y disminuyó desde la cuenca media hacia la cuenca baja, con relaciones mayores a 14 en M3–M5, M7 y B4 y menores a 11 en M2, B5, B6, B7 y B10. En la temporada de secas, el C_{AUTO} promedió 18.7 ± 7.9 % (3.9–39.6 %) y fue menor a 14.7 % (Q_1) en M1–M5, excepto en M3, y mayor a 23.6 % (Q_3) en M6 y B1. La relación COP/NP promedió 11 ± 3 (7–18) con valores menores a 9 en B4–B10 y mayores a 10 de M1–B3, excepto en M9.

El C_{AUTO} fue mayor en la temporada de secas que en lluvias (Kruskal–Wallis, $H(3) = 81.3$, $p < 0.001$; Figura 1), mientras que no hubo diferencias significativas en la relación COP/NP entre temporadas ($t = 1.4$, $p = 0.17$). C_{AUTO}/C_{ALLO} se mantuvo por debajo de 0.2 en la temporada de lluvias y disminuyó cuando el COP/NP aumentó (Figura 2), excepto en M3, M6–M8 y B1 en la temporada de secas.

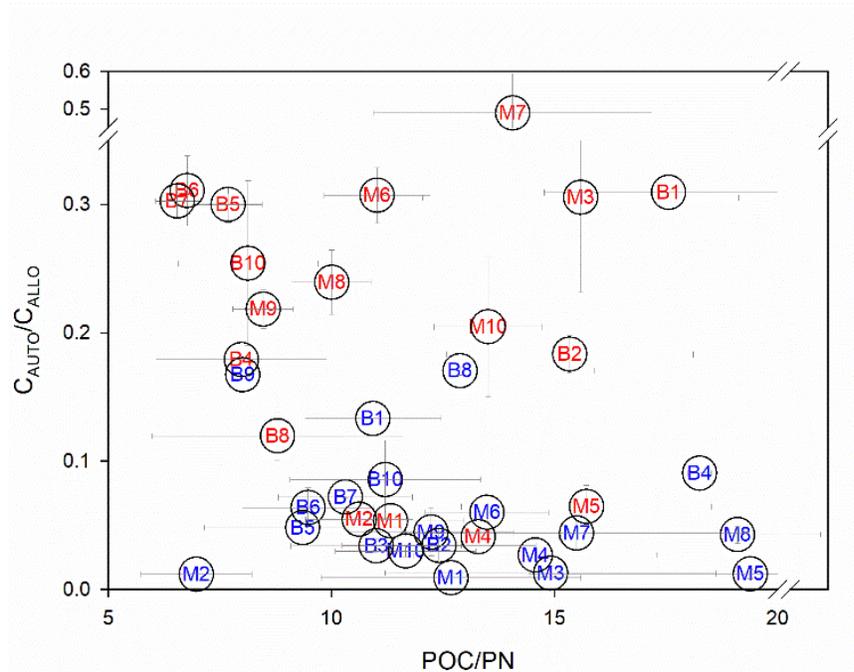


Figura 2 Relación de la proporción del COP autóctono sobre el alóctono ($C_{\text{AUTO}}/C_{\text{CALLO}}$) con la proporción COP/PP en el río y tributarios principales del río Usumacinta en las temporadas de lluvias (azul) y secas (rojo).

$\delta^{13}\text{C}$ del COP y sus fuentes potenciales

En la temporada de lluvias, el $\delta^{13}\text{C}$ de las hojas C3 promedió -30.4 ± 1.0 ‰ (de -31.8 a -28.8 ‰), mientras que el $\delta^{13}\text{C}$ del suelo tuvo un promedio de -26.1 ± 2.0 ‰ (de -28.4 a -23.5 ‰). El $\delta^{13}\text{C}$ -COP promedió -20.8 ± 0.6 ‰ y tuvo poca variación espacial (de -21.4 a -20.1 ‰; Figura 3A). El $\delta^{13}\text{C}$ -COP fue significativamente mayor al $\delta^{13}\text{C}$ de las hojas C3 (comparación múltiple de Dunn's, $p < 0.01$) y no tuvo diferencias significativas con el $\delta^{13}\text{C}$ del suelo ($p > 0.05$). En la temporada de secas, el $\delta^{13}\text{C}$ de las hojas C3 y C4 promediaron -31.0 ± 1.1 ‰ (de -32.4 a -29.7 ‰) y -15.2 ± 0.6 ‰ (de -15.6 a -14.8 ‰), respectivamente. El $\delta^{13}\text{C}$ del suelo promedió -27.0 ± 1.1 ‰ (de -28.6 a -25.7 ‰), y el $\delta^{13}\text{C}$ del perifiton tuvo un promedio de -30.6 ± 2.8 ‰ (de -33.7 a -28.7 ‰). El $\delta^{13}\text{C}$ -COP promedió -24.3 ± 5.0 ‰ (de -30.6 a -17.4 ‰) y fue mayor en M10 y B3 (> -19 ‰) y menor en M5-M9 y B7 (< -24 ‰), especialmente en B7 (-30.6 ± 0.1 ‰). El $\delta^{13}\text{C}$ -COP fue significativamente mayor al $\delta^{13}\text{C}$ de las hojas C3 (comparación múltiple de Dunn's, $p < 0.01$). El $\delta^{13}\text{C}$ -COP tuvo una relación inversa con el COP% ($F = 11.1$, $p < 0.03$, Figura 3B) y

una correlación negativa con $C_{\text{AUTO}}/C_{\text{ALLO}}$ ($r_s = -0.60$, $p = 0.04$; Figura 4). El $\delta^{13}\text{C}$ -COP no tuvo diferencias significativas entre temporadas ($t = -1.7$, $p = 0.13$).

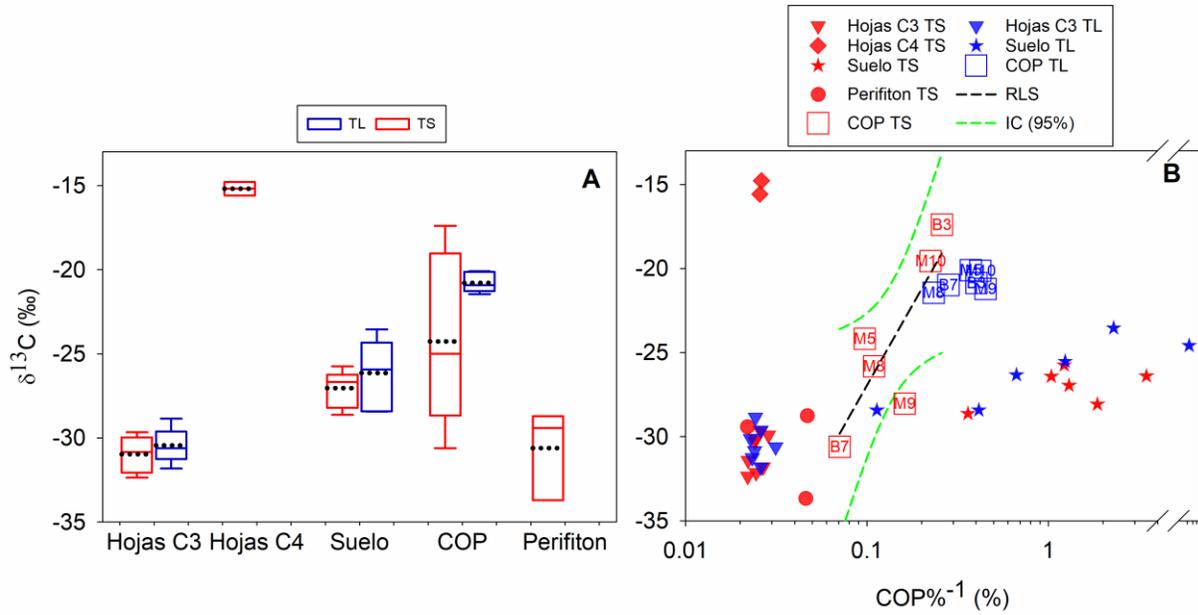


Figura 3 Relación del $\delta^{13}\text{C}$ del COP y sus fuentes potenciales. (A) Variación del $\delta^{13}\text{C}$ entre las temporadas de lluvias (TL) y secas (TS); en cada caja: la línea continua representa la mediana y la punteada el promedio. (B) $\delta^{13}\text{C}$ en función del contenido de CO a la inversa (COP^{-1}).

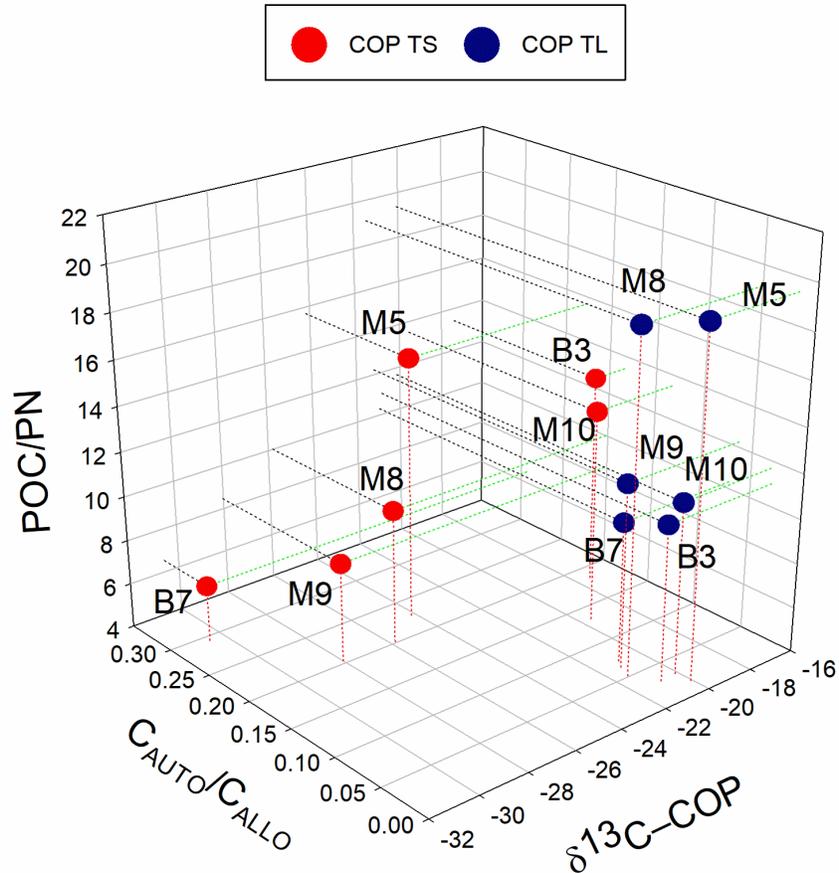


Figura 4 Relaciones entre la señal isotópica del COP ($\delta^{13}\text{C-COP}$), la proporción del COP autóctono sobre el alóctono ($C_{\text{AUTO}}/C_{\text{ALLO}}$) y la relación COP/NP en el cauce y tributarios principales del río Usumacinta en las temporadas de lluvias (azul) y secas (rojo).

1.1.1 Modelo de mezcla bayesiano

Las contribuciones relativas de las fuentes potenciales de C en el COP mostraron valores entre 34–51 % del suelo, entre 26–50 % del perifiton, entre 6–16 % de hojas C4 y menos de 2 % de hojas C3 en la mezcla del COP en la temporada de lluvias. M5 tuvo mayor contribución del suelo (51%) y menor contribución de perifiton (26%) en la cuenca media, mientras que B7 tuvo mayor contribución del perifiton (50%) y la menor contribución de suelos en la cuenca baja (34%). En la temporada de secas, las fuentes potenciales del COP se distribuyeron entre 20–39% del suelo, entre 39–67% del perifiton, entre 4–13% de hojas C4 y menos de 3% de hojas C3. M5 tuvo mayor contribución del suelo (39%), y M10 tuvo menor contribución de perifiton (39%) entre los sitios de la cuenca media, mientras que B7 tuvo mayor contribución de las algas (67%) y la menor

contribución de suelos en la cuenca baja (20%). M8 y M9 tuvieron mayor contribución de perifiton en la cuenca media en ambas temporadas (Figura 5).

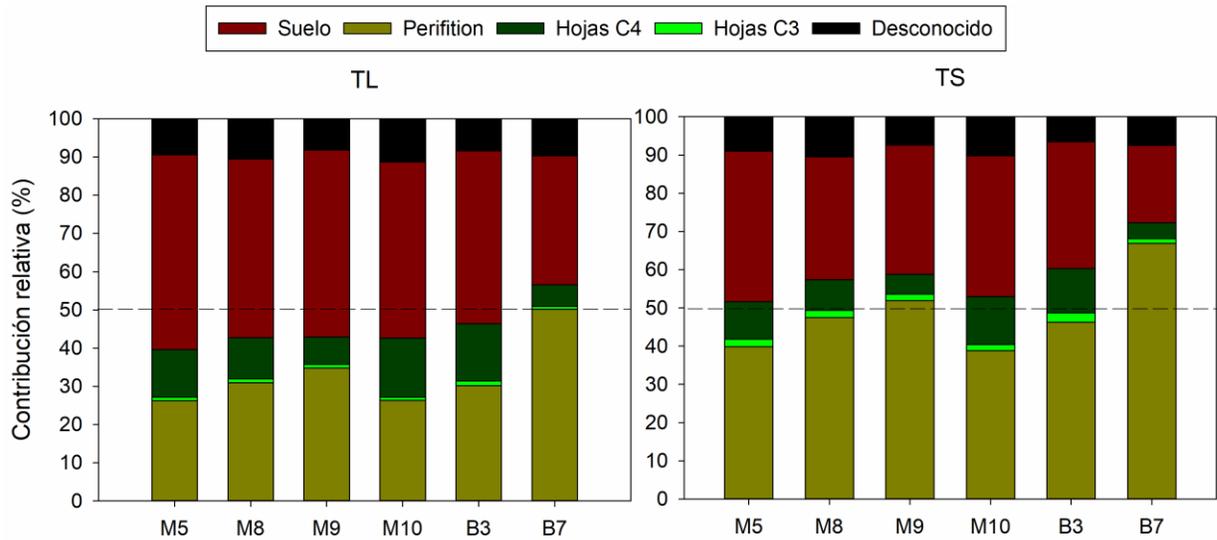


Figura 5 Contribución relativa de las fuentes potenciales de C en el COP del río Usumacinta en la temporada de lluvias (TL) y secas (TS).

Discusión

Diferencias estacionales en el suministro del COP

Los cambios en la descarga de agua representan el factor principal de la variación del contenido de COP y SST en diversas redes fluviales del mundo (Meybeck 2005). Las proporciones COP%, $C_{ALG}\%$ y C_{AUTO} en el río Usumacinta revelaron diferencias en el contenido y composición del COP entre los períodos de lluvias y secas. Estas diferencias sugieren que el aumento de la escorrentía descarga de agua y erosión en la cuenca conlleva a sólidos suspendidos con menor contenido de C y de biomasa algal. Las tormentas ciclónicas que ocurren en la cuenca del Usumacinta durante la temporada de lluvias promueven el movimiento episódico de grandes volúmenes de materia orgánica y mineral a través de las cuencas hidrográficas, lo que resulta en flujos hiperconectados con alta turbidez en el canal principal del río Usumacinta (>5% de volumen de sedimentos).

La relación no lineal encontrada entre COP% y la concentración de SST en la cuenca Usamacinta ha sido observada en otros estudios en todo el mundo. Esta relación generalmente resulta de dos causas hidrodinámicas diferentes en el suministro de COP: (a) la transición de un periodo de flujo bajo que erosiona la capa superior del suelo con mayor contenido de C orgánico hacia un periodo de flujo alto que erosiona las capas más profundas con menor contenido de C orgánico; y (b) el nivel y flujo de agua bajo y la disminución de la turbidez durante la temporada de secas promueven una alta productividad primaria acuática-autóctona (p. ej., COP% y C_{AUTO} altos). La mayoría de los estudios en ríos tropicales que utilizan enfoques a escala de cuenca (por ejemplo, Coynel et al. 2005; Kiran et al. 2021) y muestreos en sitios específicos de los ríos (por ejemplo, Bouillon et al. 2012) reportaron un efecto positivo y significativo de la productividad algal, especialmente la fitoplanctónica, en el suministro estacional del COP, con excepción en el río Tana, África (Tamooh et al. 2012).

Por un lado, los valores altos de C_{AUTO} y $C_{\text{ALG\%}}$ en la temporada de secas con respecto a la temporada de lluvias (Figura 1) indican un incremento de la biomasa fitoplanctónica en la temporada de secas. Particularmente, estos el aumento de C_{AUTO} hacia la temporada de secas explicó que el aumento de la proporción de C orgánico en los SST derivó de la producción primaria. Por otro lado, la reducción del contenido del COP en los SST hacia la temporada de lluvias podría explicarse por la adición de minerales derivados del suelo a través de la escorrentía. Hallazgos similares se han mencionado en otros ríos tropicales (p. ej., Moreira-Turcq et al. 2003; Lloret et al. 2012). Por ejemplo, datos de algunos ríos asiáticos que atraviesan regiones altamente erosionadas y transportan COP de origen sedimentario exhibieron un COP% que varía entre 0.2 y 3.6% (Tao et al. 2009, 2018; Ziegler et al. 2016), lo cual concuerda con los valores COP% observados en la temporada de lluvias.

La variación del $\delta^{13}\text{C}$ -COP dependió de la temporada hidrológica. El rango del $\delta^{13}\text{C}$ -COP fue reducido en la temporada de lluvias y no concordó con ninguna fuente potencial, pero concordó con el rango reportado para las macrófitas en otros ríos (Figura 3 y Figura 6). En contraste, el rango del $\delta^{13}\text{C}$ -COP en la temporada de secas fue amplió y concordó con el $\delta^{13}\text{C}$ del suelo de las plantas C3 y con el $\delta^{13}\text{C}$ reportado para el fitoplancton en ríos, que a su vez coincidieron con el $\delta^{13}\text{C}$ del perifiton. Estos resultados sugieren una contribución mayor del COP derivado de fuentes terrestres (i.e., suelo), con una mezcla importante de fuentes acuáticas (i.e., plantas no vasculares

como fitoplancton o perifiton) durante la temporada de secas, como se ha mostrado en diversas cuencas (Meyers and Ishiwatari 1993; Lamb et al. 2006). Así mismo, los resultados del modelo de mezcla bayesiano de las señales $\delta^{13}\text{C}$ -COP y la relación COP/NP indicaron que el COP en el río tuvo una contribución mayor del C proveniente del suelo (32–50%) y del perifiton (28–57%) en ambas temporadas (Figura 5). El modelo mostró una mayor contribución del C procedente del suelo en la temporada de lluvias y del C del perifiton en la temporada de secas. En este sentido, no se debe descartar la contribución del perifiton en el COP, pues es posible que el efecto estacional observado sea consecuencia de la producción primaria de microalgas en general.

En general, el rango $\delta^{13}\text{C}$ observado en el río Usumacinta es similar al rango reportado en los ríos que fluyen a través de áreas kársticas (de -30 a -19.5‰), en donde el $\delta^{13}\text{C}$ del COP coincidió con el $\delta^{13}\text{C}$ del suelo (capas profundas) y de las plantas C3 (Liu and Han 2021; Yi et al. 2021). No obstante, el rango de $\delta^{13}\text{C}$ del COP reportado comúnmente en sistemas de agua dulce de latitudes templadas es más estrecho y negativo (-33 a -25‰ ; Lamb et al. 2006) que el que se observó en el río Usumacinta en este estudio (de -30.6 a -17.4‰ ; Figura 6). Las diferencias entre estos rangos pueden reflejar el ingreso de otras fuentes en latitudes tropicales. Por ejemplo, la proporción de las plantas C4 en la vegetación aumenta con la disminución de la latitud (Still et al. 2003), por lo que el dominio local de las plantas C4 puede aumentar los valores $\delta^{13}\text{C}$ de la MO.

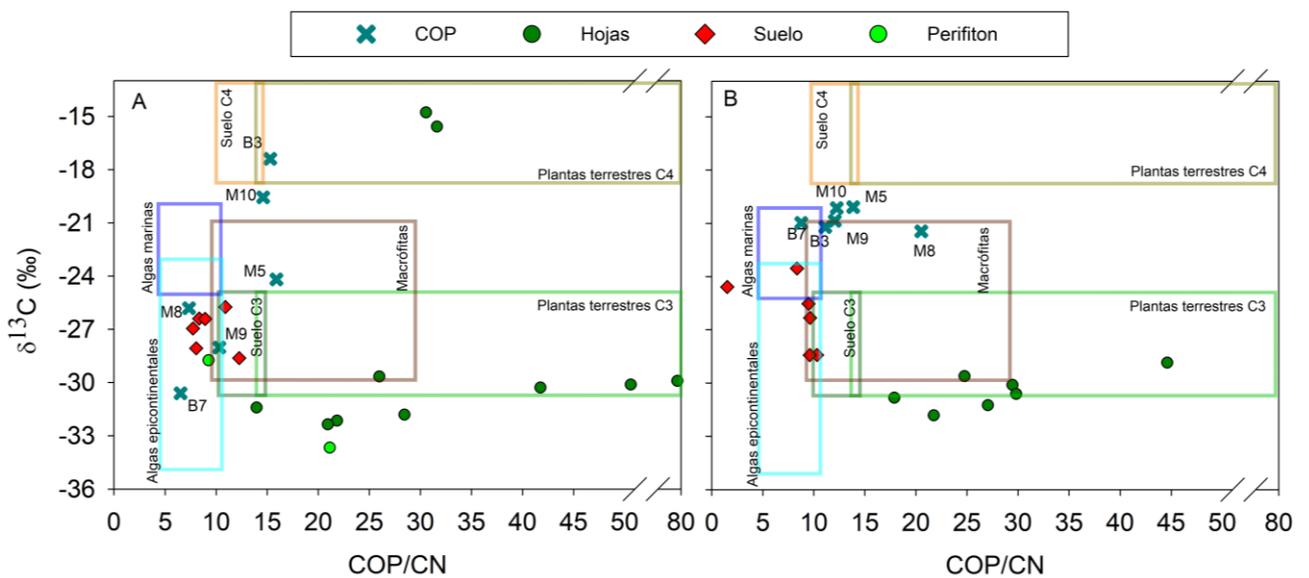


Figura 6 $\delta^{13}\text{C}$ del COP y de sus fuentes potenciales en función del COP/NP (hojas, suelo y perifiton) en el río Usumacinta en la temporada de secas (A) y lluvias (B). Los recuadros indican

el $\delta^{13}\text{C}$ y COP/NP reportados en otros trabajos (Kendall et al. 2001; Lamb et al. 2006; Cleveland and Liptzin 2007).

El contrastante entre la temporada de lluvias y secas tuvo un fuerte impacto en las concentraciones de SST, así como en las fuentes del COP (alóctonas *versus* autóctonas). La oscilación de la zona de convergencia intertropical influye, en gran medida, en la estacionalidad climática y en el patrón de lluvias en los trópicos (Beck 2018). Sin embargo, a pesar del clima, la estacionalidad hidrológica en los ríos tropicales no es una regla (Syvitski et al. 2014). La estacionalidad extrema en la cuenca del Usumacinta en comparación con otros ríos tropicales puede reflejar agentes de fuerza adicionales, como los ciclones tropicales, que provocan cambios estacionales destacados en las condiciones hidrológicas y el transporte de sedimentos (Syvitski et al. 2014; Muñoz-Salinas et al. 2016). Esta variabilidad intra-estacional también puede afectar el suministro de COP al río, pero debe ser explorada en futuras investigaciones mediante campañas de muestreo con mayor frecuencia temporal, especialmente durante la temporada de lluvias. Debido a la alta descarga durante las tormentas tropicales y la oscilación interanual climática tales como el fenómeno de “El Niño” (ENOS) y la Oscilación del Atlántico Norte (OAN), afectando desproporcionalmente la precipitación y transporte de sedimentos (Arreguín-Cortés et al. 2014; Muñoz-Salinas and Castillo 2015), sus efectos deben ser investigados en el transporte del COP a lo largo de varios años.

Variación espacial de las fuentes del COP

Las relaciones COP/NP altas ($\approx 15-19$) y $C_{\text{AUTO}}/C_{\text{ALLO}}$ bajas (< 0.1) registradas en las tierras altas de la cuenca media en la temporada de lluvias, especialmente en la subcuenca del río Lacantún (M3-M5; Figura 2) dominada por paisajes forestales y un relieve elevado (de la Maza 2015a), implican que los restos de vegetación terrestre constituyen una fuente importante del COP en el río Usumacinta. En promedio, y según datos globales, las relaciones COP/NP mayores a 15 usualmente indican fuentes de vegetación terrestre (Kendall et al. 2001) o componentes de plantas poco degradados en suelos tropicales (p. ej., caída de hojas y follaje de los árboles; Cleveland and Liptzin 2007). Por otro lado, el aumento del COP% y C_{AUTO} reflejó la producción del fitoplancton durante en la temporada de secas, lo que pudo incrementar el N y reducir la señal de los restos de vegetación terrestre disminuyendo la relación COP/NP (Figura 2). Estos hallazgos difieren en cierta medida de los encontrados en otros ríos tropicales que fluyen en bosques productivos con

pendientes pronunciadas y en clima monzónico (Lloret et al. 2012). Mientras que otros estudios indican que la mayor parte del COP proviene principalmente de la capa superior del suelo debido a que la MOP tiene una relación COP/NP entre 6 y 15 (p. ej., Bird et al. 2008; Lloret et al. 2012), las relaciones COP/NP en este estudio registraron alrededor de 20 en las áreas elevadas y boscosas. Las relaciones COP/NP en la MO mayores a 15 sugieren que los restos de vegetación fresca son una fuente importante del COP (Meyers 1994). Este resultado concuerda con datos de COP% y relaciones COP/NP altos en tributarios de cabecera del río Tana (ver Tamooh et al. 2012), sugiriendo que a la MO derivada de vegetación alóctona fresca como una fuente del COP en los ríos tropicales.

La concentración de los SST no mostró variación estacional en el río Tzendales (M4). La conservación de la selva tropical (p. ej., la selva Lacandona; de la Maza 2015a) pudo reducir la escorrentía y la erosión durante eventos de precipitación alta. Las bajas concentraciones de sólidos suspendidos en los ríos poco afectados por la agricultura sugieren que los SST tienen una fracción significativa de desechos vegetales que llegan desde la superficie del suelo (Weiguo et al. 2003).

Una parte importante de COP en la cuenca media del río Usumacinta pudo derivar del suelo en la temporada de lluvias, mientras que una mezcla de fuentes autóctonas y alóctonas pudieron contribuir al COP en la temporada de secas. Las relaciones $C_{\text{AUTO}}/C_{\text{ALLO}}$ menores a 0.1 observadas en los sitios M6, M7, M9 y M10 en la temporada de lluvias coincidieron con relaciones COP/NP bajos (10–15), lo cual sugiere la contribución de MOP degradada en los suelos y durante el transporte en el río a medida que la degradación reduce el contenido de C e incrementa el de N (Lamb et al. 2006). Asimismo, el rango de $\delta^{13}\text{C}$ -COP fue más cercano al rango del $\delta^{13}\text{C}$ en el suelo desarrollado sobre vegetación C3 (de -28.6 a -23.5 ‰; Figura 3 y Figura 6). En contraste, el aumento de la proporción $C_{\text{AUTO}}/C_{\text{ALLO}}$ y las disminuciones de la relación COP/NP y $\delta^{13}\text{C}$ -COP de la temporada de secas hacia la temporada de lluvias en la cuenca media pueden reflejar una mezcla en el COP entre fitoplancton y restos de plantas vasculares o suelo con un alto contenido de éstas (Figura 6). Por ejemplo, M10 y B3 mostraron los valores $\delta^{13}\text{C}$ -COP alrededor de 18 ‰ en la temporada de secas, lo cual puede reflejar el ingreso de MO derivada del suelo desarrollado sobre vegetación C4 en la transición del río de la cuenca media hacia la cuenca baja. Estos resultados pueden reflejar el desarrollo de la deforestación y agricultura (p. ej., cultivos de plantas C4 como el maíz) en las subcuencas tributarias (March and Castro 2010; Ferat et al. 2020), que

pueden disminuir la materia orgánica en el suelo, aumentar la exportación de nutrientes y promover la producción de algas en el río. La última parte de la cuenca media mantuvo la señal de las fuentes del COP derivadas de los ríos tributarios Chixoy y La Pasión, que cuentan con la mayor afluencia (Soria-Reinoso et al. 2022), a medida que el río mantuvo valores similares de COP/NP y $\delta^{13}\text{C}$ desde la confluencia de estos ríos (M8) hasta la salida (*outlet*) de la cuenca media (M10) en ambas temporadas.

El aumento de C_{AUTO} hacia los sitios de la cuenca baja en comparación con la cuenca media indica una contribución significativa de las fuentes autóctonas en ambas temporadas. En ambas temporadas, la relación COP/NP en la cuenca baja fue menor a 11, lo cual indica la contribución del fitoplancton al COP y coincide con las relaciones reportadas (4–12) para el COP de origen autóctono en entornos acuáticos (Onstad et al. 2000; Weiguo et al. 2003; Cleveland and Liptzin 2007). La reducción de la turbidez y descarga de agua en las tierras bajas junto con un tiempo de residencia y temperatura altos con respecto a tierras elevadas pueden favorecer el desarrollo de algas en las cuencas tropicales (Kohler et al. 2012). La producción primaria en llanuras de inundación o entornos lenticos también puede incrementar las entradas de materia orgánica autóctona (Ward et al. 2017). En el río Usumacinta, por ejemplo, la concentración de Clor-*a* en los humedales de llanuras de inundación y lagos conectados al cauce principal en la cuenca baja aumenta estacionalmente en la temporada de secas debido a la mayor disponibilidad de nutrientes y largos tiempos de residencia (Castillo 2020). Esta producción autóctona del COP en las llanuras de inundación durante las temporadas secas también ocurre en las cuencas bajas de los ríos Orinoco (Lewis 2008), Amazonas (Moreira-Turcq et al. 2013) y Senegal (Mbaye et al. 2016), la cual se moviliza hacia los ríos durante las temporadas húmedas (Moreira-Turcq et al. 2013; Mbaye et al. 2016). Por lo tanto, la alta contribución del fitoplancton observada en ambas temporadas en este estudio podría alternar entre la producción del río y la contribución de la llanura de inundación.

Conclusiones

A partir de las concentraciones de COP, nitrógeno particulado (NP), clorofila “a” y SST, así como proporciones de isotopos estables a lo largo del río Usumacinta, se encontró que el COP en el río Usumacinta es principalmente de origen alóctono con una contribución mayor de la MO del suelo y restos de vegetación terrestre, especialmente en la temporada de lluvias. No obstante, los

datos revelaron aportes del C derivado de fuentes acuáticas en la temporada de secas, la cual favoreció la producción primaria.

Espacialmente, el tipo de MOP que entra al río en la sección boscosa de la cuenca media cambia de una mezcla de suelo con restos de vegetación terrestre de tipo C3 poco degradados en la temporada de lluvias hacia una mezcla compuesta de partículas de vegetación terrestre y algas en la temporada de secas. A su vez, la señal $\delta^{13}\text{C}$ mostró un aumento de productores primarios en las cuencas tributarias en la parte media de la cuenca, en donde las actividades antrópicas (p ej., agricultura) favorecen la exportación de suelo con restos de vegetación terrestre de tipo C3 y el crecimiento algal.

Como se esperaba, el C derivado de las algas tuvo mayor contribución en el COP de la cuenca baja cerca de la desembocadura, especialmente en la temporada de secas. Esta contribución puede afectar la variación de la concentración del COP entre temporadas en la cuenca baja. Estos resultados implican que el cambio de las fuentes del COP afecta la composición de la MO, y por ende en el metabolismo de la biota acuática. Por ejemplo, compuestos derivados de los suelos de la selva con un contenido de C alto como la celulosa deben ser refractarios para algunas comunidades heterotróficas microbianas, mientras que la MO de las algas tienen una composición mayor de sustancias lábiles como proteínas y carbohidratos. Así, una posible consecuencia del cambio en la composición de la MO es que los aportes de MO de origen alóctono y recalcitrante afecte la degradación biológica de la MO en el río, mientras que la producción de MO autóctona favorezca la degradación.

Referencias

- APHA. 2017. 2540 Solids, In Standard Methods For the Examination of Water and Wastewater. American Public Health Association.
- Arar, E. J., and G. B. Collins. 1997. Method 445.0 In Vitro Determination of Chlorophyll a and Pheophytin in Marine and Freshwater Algae by Fluorescence.
- Arreguín-Cortés, F. I., H. Rubio-Gutiérrez, R. Domínguez-Mora, and F. de Luna-Cruz. 2014. Analysis of Floods in the Tabasco Plains from 1995-2010. Water Technology and Sciences (in Spanish) V: 5–32.
- Beck, H. 2018. Tropical ecology. Encyclopedia of Ecology 2: 671–678. doi:10.1016/B978-0-12-409548-9.11002-4

- Benke, A. 2009. Streams and Rivers of North America : Western , Northern and Mexican Basins, p. 414–424. In G.E. Likens [ed.], *Encyclopedia of Inland Waters*. Elsevier.
- Bird, M. I., R. A. J. Robinson, N. W. Oo, and others. 2008. A preliminary estimate of organic carbon transport by the Ayeyarwady (Irrawaddy) and Thanlwin (Salween) Rivers of Myanmar. *Quaternary International* 186: 113–122. doi:10.1016/j.quaint.2007.08.003
- Bouchez, J., V. Galy, R. G. Hilton, J. Gaillardet, P. Moreira-Turcq, M. A. Pérez, C. France-Lanord, and L. Maurice. 2014. Source, transport and fluxes of Amazon River particulate organic carbon: Insights from river sediment depth-profiles. *Geochim Cosmochim Acta* 133: 280–298. doi:10.1016/j.gca.2014.02.032
- Bouillon, S., A. Yambélé, R. G. M. Spencer, D. P. Gillikin, P. J. Hernes, J. Six, R. Merckx, and A. V. Borges. 2012. Organic matter sources, fluxes and greenhouse gas exchange in the Oubangui River (Congo River basin). *Biogeosciences* 9: 2045–2062. doi:10.5194/bg-9-2045-2012
- Castillo, M. M. 2020. Suspended sediment, nutrients, and chlorophyll in tropical floodplain lakes with different patterns of hydrological connectivity. *Limnologica* 82: 125767. doi:10.1016/j.limno.2020.125767
- CCGSS. 2017. Servicios de Información Geoespacial Plataforma GeoWeb IDEGeo. Metadatos de: Límite Cuenca Hidrográfica Usumacinta Méx-Gt, CCGSS, 2017.
- Cleveland, C. C., and D. Liptzin. 2007. C:N:P stoichiometry in soil: Is there a “Redfield ratio” for the microbial biomass? *Biogeochemistry* 85: 235–252. doi:10.1007/s10533-007-9132-0
- CONAGUA. 2018. Programas de Medidas Preventivas y de Mitigación a la Sequía (PMPMS) por Consejo de Cuenca. “PROGRAMA DE MEDIDAS PREVENTIVAS Y DE MITIGACIÓN DE LA SEQUÍA EN EL CONSEJO DE CUENCA DE LOS RÍOS GRIJALVA Y USUMACINTA” 301.
- Coynel, A., P. Seyler, H. Etcheber, M. Meybeck, and D. Orange. 2005. Spatial and seasonal dynamics of total suspended sediment and organic carbon species in the Congo River. *Global Biogeochem Cycles* 19: 1–17. doi:10.1029/2004GB002335
- Du, P., D. Huang, D. Ning, Y. Chen, B. Liu, J. Wang, and J. Xu. 2019. Application of Bayesian model and discriminant function analysis to the estimation of sediment source contributions. *International Journal of Sediment Research* 34: 577–590. doi:10.1016/j.ijsrc.2019.05.005
- Galy, V., C. France-Lanord, O. Beyssac, P. Faure, H. Kudrass, and F. Palhol. 2007. Efficient organic carbon burial in the Bengal fan sustained by the Himalayan erosional system. *Nature* 450: 407–410. doi:10.1038/nature06273
- Galy, V., B. Peucker-Ehrenbrink, and T. Eglinton. 2015. Global carbon export from the terrestrial biosphere controlled by erosion. *Nature* 521: 204–207. doi:10.1038/nature14400
- García, A. G., and M. E. Kauffer. 2011. Las cuencas compartidas entre México, Guatemala y Belice: Un acercamiento a su delimitación y problemática general. *Frontera Norte* 23: 131–162.
- Geeraert, N., F. O. Omengo, A. v. Borges, G. Govers, and S. Bouillon. 2017. Shifts in the carbon dynamics in a tropical lowland river system (Tana River, Kenya) during flooded and non-flooded conditions. *Biogeochemistry* 132: 141–163. doi:10.1007/s10533-017-0292-2
- Giorgio, P. A. Del, and J. M. Gasol. 1995. BIOMASS DISTRIBUTION IN FRESHWATER PLANKTON COMMUNITIES. *Am Nat* 146: 135–152.

- Grodsky, S. A., and J. A. Carton. 2003. The Intertropical Convergence Zone in the South Atlantic and the Equatorial Cold Tongue. *J Clim* 16: 723–733. doi:10.1175/1520-0442(2003)016<0723:TICZIT>2.0.CO;2
- Hedges, J. I., W. A. Clark, P. D. Quay, J. E. Richey, A. H. Devol, and M. Santos. 1986. Compositions and fluxes of particulate organic material in the Amazon River. *Limnol Oceanogr* 31: 717–738. doi:10.4319/lo.1986.31.4.0717
- Huang, T.-H., Y.-H. Fu, P.-Y. Pan, and C.-T. A. Chen. 2012. Fluvial carbon fluxes in tropical rivers. *Curr Opin Environ Sustain* 4: 162–169. doi:10.1016/j.cosust.2012.02.004
- Jobbágy, E. G., and R. B. Jackson. 2000. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications* 10: 423–436. doi:10.1890/1051-0761(2000)010[0423:TVDOSO]2.0.CO;2
- Keller, C. K. 2019. Carbon Exports from Terrestrial Ecosystems: A Critical-Zone Framework. *Ecosystems* 1–15. doi:10.1007/s10021-019-00375-9
- Kendall, C., S. R. Silva, and V. J. Kelly. 2001. Carbon and nitrogen isotopic compositions of particulate organic matter in four large river systems across the United States. *Hydrol Process* 15: 1301–1346. doi:10.1002/hyp.216
- Kiran, S., K. Reddy, H. Gupta, U. Badimela, D. V. Reddy, R. M. Kurakalva, and D. Kumar. 2021. Export of particulate organic carbon by the mountainous tropical rivers of Western Ghats, India: Variations and controls. *Science of the Total Environment* 751: 142115. doi:10.1016/j.scitotenv.2020.142115
- Kohler, T. J., T. N. Heatherly, R. W. El-Sabaawi, and others. 2012. Flow, nutrients, and light availability influence Neotropical epilithon biomass and stoichiometry. *Freshwater Science* 31: 1019–1034. doi:10.1899/11-141.1
- de la Maza, J. 2015. Caracterización de la subcuenca del Lacantún, p. 79–83. In J. Carabias, J. De La Maza, R. Cadena, and (Coordinadores) [eds.], *Conservación y desarrollo sustentable de la Selva Lacandona*. *Natura y Ecosistemas Mexicanos*, A.C.
- Lamb, A. L., G. P. Wilson, and M. J. Leng. 2006. A review of coastal paleoclimate and relative sea-level reconstructions using $\delta^{13}\text{C}$ and C/N ratios in organic material. *Earth Sci Rev* 75: 29–57. doi:10.1016/j.earscirev.2005.10.003
- Lewis, W. M. 2008. Physical and Chemical Features of Tropical Flowing Waters, p. 1–21. In D. Dudgeon [ed.], *Tropical Stream Ecology*. Elsevier.
- Li, M., C. Peng, M. Wang, W. Xue, K. Zhang, K. Wang, G. Shi, and Q. Zhu. 2017. The carbon flux of global rivers: A re-evaluation of amount and spatial patterns. *Ecol Indic* 80: 40–51. doi:10.1016/j.ecolind.2017.04.049
- Liu, J., and G. Han. 2021. Tracing Riverine Particulate Black Carbon Sources in Xijiang River Basin: Insight from Stable Isotopic Composition and Bayesian Mixing Model. *Water Res* 194: 116932. doi:10.1016/j.watres.2021.116932
- Lloret, E., C. Dessert, E. Lajeunesse, O. Crispi, L. Pastor, J. Gaillardet, and M. F. Benedetti. 2012. Tropical oceanic islands carbon export Are small mountainous tropical watersheds of oceanic islands important for carbon export? *Tropical oceanic islands carbon export*. *Biogeosciences Discuss* 9: 7117–7163. doi:10.5194/bgd-9-7117-2012
- Ludwig, W. 1997. Continental erosion and river transport of organic carbon to the world's oceans, *Mémoire*, 9. *Sciences Géologiques*, University Louis-Pasteur.

- Ludwig, W., J.-L. L. Probst, and S. Kempe. 1996. Predicting the oceanic input of organic carbon by continental erosion. *Global Biogeochem Cycles* 10: 23–41. doi:10.1029/95GB02925
- Maranger, R., S. E. Jones, and J. B. Cotner. 2018. Stoichiometry of carbon, nitrogen, and phosphorus through the freshwater pipe. *Limnol Oceanogr Lett* 3: 89–101. doi:10.1002/lol2.10080
- March, M. I., and M. Castro. 2010. La Cuenca del Río Usumacinta: Perfil y perspectivas para su conservación y desarrollo sustentable, p. 193–197. In E. Cotler-Ávalos [ed.], *Las cuencas hidrográficas de México: Diagnostico y priorización*.
- Mbaye, M. L., A. T. Gaye, A. Spitzy, K. Dähnke, A. Afouda, and B. Gaye. 2016. Seasonal and spatial variation in suspended matter, organic carbon, nitrogen, and nutrient concentrations of the Senegal River in West Africa. *Limnologica* 57: 1–13. doi:10.1016/j.limno.2015.12.003
- Meybeck, M. 1993. Riverine transport of atmospheric carbon: Sources, global typology and budget. *Water Air Soil Pollut* 70: 443–463. doi:10.1007/BF01105015
- Meybeck, M. 2005. Origins and Behaviors of Carbon Species in World Rivers, p. 209–238. In E.J. Roose, R. Lal, C. Feller, B. Barthes, and B.A. Stewart [eds.], *Soil Erosion and Carbon Dynamics*. CRC Press.
- Meyers, P. A., and R. Ishiwatari. 1993. Lacustrine organic geochemistry an overview of indicators of organic matter sources and diagenesis in lake sediments.
- Moreira-Turcq, P., M. P. Bonnet, M. Amorim, M. Bernardes, C. Lagane, L. Maurice, M. Perez, and P. Seyler. 2013. Seasonal variability in concentration, composition, age, and fluxes of particulate organic carbon exchanged between the floodplain and Amazon River. *Global Biogeochem Cycles* 27: 119–130. doi:10.1002/gbc.20022
- Moreira-Turcq, P., P. Seyler, J. L. Guyot, and H. Etcheber. 2003. Exportation of organic carbon from the Amazon River and its main tributaries. *Hydrol Process* 17: 1329–1344. doi:10.1002/hyp.1287
- Muñoz-Salinas, E., and M. Castillo. 2015. Streamflow and sediment load assessment from 1950 to 2006 in the Usumacinta and Grijalva Rivers (Southern Mexico) and the influence of ENSO. *Catena (Amst)* 127: 270–278.
- Muñoz-Salinas, E., M. Castillo, D. Sanderson, T. Kinnaird, and E. Cruz-Zaragoza. 2016. Using three different approaches of OSL for the study of young fluvial sediments at the coastal plain of the Usumacinta-Grijalva River Basin, southern Mexico. *Earth Surf Process Landf* 41: 823–834. doi:10.1002/esp.3880
- Navarrete-Segueda, A., M. Martínez-Ramos, G. Ibarra-Manríquez, L. Vázquez-Selem, and C. Siebe. 2018. Variation of main terrestrial carbon stocks at the landscape-scale are shaped by soil in a tropical rainforest. *Geoderma* 313: 57–68. doi:10.1016/j.geoderma.2017.10.023
- Onstad, G. D., D. E. Canfield, P. D. Quay, and J. I. Hedges. 2000. Sources of particulate organic matter in rivers from the continental USA: lignin phenol and stable carbon isotope compositions. *Geochim Cosmochim Acta* 64: 3539–3546. doi:10.1016/S0016-7037(00)00451-8
- Peralta-Carreta, C., J. A. Gallardo-Cruz, J. v. Solórzano, and M. Hernandez-Gómez. 2019. Clasificación del uso de suelo y vegetación en áreas de pérdida de cobertura arbórea (2000–2016) en la cuenca del río Usumacinta. *Madera y Bosques* 25: 1–19. doi:10.21829/myb.2019.2531779
- Plascencia Vargas, J. H., M. González Espinosa, N. Ramírez Marcial, and K. Musálem Castillejos. 2014. Características físico-bióticas de la cuenca del río Grijalva, p. 29–79. In M. González Espinosa and M.C. Brunel Manse [eds.], *Montañas, pueblos y agua. Dimensiones y realidades de la cuenca Grijalva. El Colegio de la Frontera Sur*.

- Qiao, J., H. Bao, D. Huang, D.-W. Li, T.-Y. Lee, J.-C. Huang, and S.-J. Kao. 2020. Runoff-driven export of terrigenous particulate organic matter from a small mountainous river: sources, fluxes and comparisons among different rivers. *Biogeochemistry* 147: 71–86. doi:10.1007/s10533-019-00629-7
- Ran, L., X. X. Lu, H. Sun, J. Han, R. Li, and J. Zhang. 2013. Spatial and seasonal variability of organic carbon transport in the Yellow River, China. *J Hydrol (Amst)* 498: 76–88. doi:10.1016/j.jhydrol.2013.06.018
- Richey, J. E., J. I. Hedges, A. H. Devol, P. D. Quay, R. Victoria, L. Martinelli, and B. R. Forsberg. 1990. Biogeochemistry of carbon in the Amazon River. *Limnol Oceanogr* 35: 352–371. doi:10.4319/lo.1990.35.2.0352
- Sánchez-Hernández, R., J. De Dios Mendoza-Palacios, J. C. De, C. Reyes, J. E. Mendoza Martínez, and R. Ramos-Reyes. 2013. Erosión potencial en la cuenca baja Grijalva-Usumacinta. *Universidad y ciencia* 29: 153–161.
- Schlesinger, W. H., and J. M. Melack. 1981. Transport of organic carbon in the world's rivers. *Tellus* 33: 172–187. doi:10.3402/tellusa.v33i2.10706
- Shi, J., B. Wang, F. Wang, and X. Peng. 2018. Sources and fluxes of particulate organic carbon in the Wujiang cascade reservoirs, southwest China. *Inland Waters* 8: 141–147. doi:10.1080/20442041.2018.1443551
- Soares, D., and A. García. 2017. La cuenca del río Usumacinta desde la perspectiva del cambio climático, Instituto Mexicano de Tecnología del Agua.
- Syvitski, J. P. M., S. Cohen, A. J. Kettner, and G. R. Brakenridge. 2014. How important and different are tropical rivers?—An overview. *Geomorphology* 227: 5–17. doi:10.1016/j.geomorph.2014.02.029
- Tamooh, F., K. Van Den Meersche, F. Meysman, and others. 2012. Distribution and origin of suspended matter and organic carbon pools in the Tana River Basin, Kenya. *Biogeosciences* 9: 2905–2920. doi:10.5194/bg-9-2905-2012
- Tao, F.-X., C.-Q. Liu, and S.-L. Li. 2009. Source and flux of POC in two subtropical karstic tributaries with contrasting land use practice in the Yangtze River Basin. *Applied Geochemistry* 24: 2102–2112. doi:10.1016/j.apgeochem.2009.08.007
- Tao, S., T. I. Eglinton, L. Zhang, Z. Yi, D. B. Montluçon, C. McIntyre, M. Yu, and M. Zhao. 2018. Temporal variability in composition and fluxes of Yellow River particulate organic matter. *Limnol Oceanogr* 63: S119–S141. doi:10.1002/lno.10727
- Ward, N. D., T. S. Bianchi, P. M. Medeiros, M. Seidel, J. E. Richey, R. G. Keil, and H. O. Sawakuchi. 2017. Where Carbon Goes When Water Flows: Carbon Cycling across the Aquatic Continuum. *Front Mar Sci* 4. doi:10.3389/fmars.2017.00007
- Waterson, E. J., and E. A. Canuel. 2008. Sources of sedimentary organic matter in the Mississippi River and adjacent Gulf of Mexico as revealed by lipid biomarker and $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ analyses. *Org Geochem* 39: 422–439. doi:10.1016/J.ORGGEOCHEM.2008.01.011
- Weiguo, L., A. Zisheng, Z. Weijian, M. J. Head, and C. Delin. 2003. Carbon isotope and C/N ratios of suspended matter in rivers: an indicator of seasonal change in C₄/C₃ vegetation. *Applied Geochemistry* 18: 1241–1249. doi:10.1016/S0883-2927(02)00249-4
- Yi, Y., J. Zhong, H. Bao, K. M. G. Mostofa, S. Xu, H.-Y. Xiao, and S.-L. Li. 2021. The impacts of reservoirs on the sources and transport of riverine organic carbon in the karst area: A multi-tracer study. *Water Res* 194: 116933. doi:10.1016/j.watres.2021.116933

Zhao, H., Y. Jiang, Q. Xiao, C. Zhang, and H. M. Behzad. 2021. Coupled carbon-nitrogen cycling controls the transformation of dissolved inorganic carbon into dissolved organic carbon in karst aquatic systems. *J Hydrol (Amst)* 592: 125764. doi:10.1016/j.jhydrol.2020.125764

Ziegler, A. D., S. G. Benner, M. L. Kunkel, V. X. H. Phang, M. Lupascu, and C. Tantasirin. 2016. Particulate carbon and nitrogen dynamics in a headwater catchment in Northern Thailand: hysteresis, high yields, and hot spots. *Hydrol Process* 30: 3339–3360. doi:10.1002/hyp.10840

Capítulo III: Procesamiento de la materia orgánica por parte del plancton microbiano del río Usumacinta

Introducción

Estudios recientes muestran que, a nivel mundial, las aguas continentales descargan aproximadamente 0.9 Pg de carbono (C) al año a los océanos, notablemente por debajo de los 2.9 Pg C año⁻¹ transferidos desde los ambientes terrestres y los 1.9 Pg C año⁻¹ evadidos hacia la atmósfera (Maranger et al. 2018), lo cual indica el procesamiento activo (i.e. degradación) de la materia orgánica (MO). Los microbios heterótrofos, principalmente procariotas (p. ej., bacterias), juegan un papel relevante en el procesamiento activo de la MO a través de la mineralización de grandes cantidades de C durante la respiración de la MO a CO₂ y su subsecuente evasión en los ríos (Mineau et al. 2016). Las aguas continentales tropicales emiten y capturan grandes cantidades de C como CO₂ (Battin et al. 2009), por lo que evaluar el procesamiento activo en ellas es relevante en el ciclo del C a medida que los ríos pueden actuar como tuberías pasivas (sólo transporte) o activas (cambios longitudinales) de la MO en el continuo acuático (Tranvik et al. 2018).

La capacidad de mineralización del C cambia en función de la disponibilidad de nutrientes y de sustratos como partículas. El suministro de C, nitrógeno (N) y fósforo (P) puede aumentar las tasas de respiración, disminuir la biomasa o causar una respuesta inapreciable de las comunidades microbianas en los lechos y plancton de los ríos (Stelzer et al. 2003; Suberkropp et al. 2010; Hadwen et al. 2010; Soares et al. 2018), lo que genera diversas respuestas de la mineralización del C. Además, la disponibilidad de la MO particulada (MOP) modula el efecto del suministro de nutrientes disueltos en la respiración microbiana (Stelzer et al. 2003), ya que las enzimas microbianas extracelulares producen monómeros nutrientes disponibles al descomponer biomoléculas grandes. Datos recientes demuestran que estos procesos microbianos ocurren principalmente en la columna de agua en lugar del lecho de grandes ríos (quinto orden o superiores,) debido a que la superficie de contacto entre el agua y los sedimentos en suspensión aumenta río abajo y sirve como estructura física para la actividad microbiana (Gardner and Doyle 2018; Tanaka et al. 2021). En los ríos menores (primero a cuarto orden), el reciclamiento microbiano de los nutrientes en la columna de agua disminuye en comparación con los procesos

bénticos por la asimilación de nutrientes desde la columna de agua y poros en el sedimento (Weigelhofer et al. 2018).

La disponibilidad de la MO cambia con las características del paisaje y clima a lo largo de las cuencas. Por ejemplo, el suministro tanto de MOD lábil (p.j., aumento del 5 % como sacarosa) como recalcitrante (p.ej. lignina y la celulosa) pueden aumentar la respiración y las emisiones bióticas de CO₂ en tramos de ríos elevados rodeados de tierra rica en MO y en bosques tropicales, respectivamente (Ward et al. 2013; Demars et al. 2020). A su vez, los aportes autóctonos de MOD derivados de la productividad primaria acuática en los tramos de las tierras bajas de los ríos producen carbono orgánico disuelto (COD) biológicamente reactivo a corto plazo (Soares et al. 2019). Estos aportes suelen ser mayores en la temporada de secas cuando la descarga de agua y turbidez y el tiempo de residencia mayor favorecen la productividad primaria (Wiegner et al. 2009), mientras que la precipitación en la temporada de lluvias favorece la exportación de MOD terrestre desde la cuenca (Bouchez et al. 2014). En este sentido, la estacionalidad tropical (lluvias vs secas) puede establecer los ritmos metabólicos acuáticos (Lewis 2008; Masese et al. 2017). Entender cómo la variación del suministro de MO afecta la mineralización microbiana planctónica a gran escala en los trópicos (p. ej., interregional) puede ayudar a comprender el ciclo global del C y el cambio climático (Battin et al. 2008; Masese et al. 2017; Soares et al. 2017).

El metabolismo microbiano responde a la composición elemental de la MO (i.e. proporciones C/N/P) ya que el exceso o agotamiento de los elementos afecta el uso del C ingerido (Elser et al. 2000; Franklin et al. 2011). Los microorganismos invierten energía para ajustar las proporciones elementales dentro de su biomasa, que generalmente tiene necesidades altas de N y P sobre C, y para mantener la homeostasis (Andersen et al. 2005). Por ejemplo, las bacterias producen enzimas en lugar de favorecer el crecimiento somático para adquirir nutrientes limitados (Sinsabaugh et al. 2002; Sterner and Elser 2002). Estudios de la estequiometría de los nutrientes reportaron que la relación C/N/P en la MO explica una parte significativa del metabolismo microbiano y la variación de las tasas de mineralización del C (Enríquez et al. 1993; Islam et al. 2019). Aunque estos estudios demostraron el efecto de la limitación de nutrientes en el metabolismo microbiano, aún no han abordado las consecuencias del desequilibrio debido a la elevada proporción de un elemento sobre otros (Sterner 2009).

El río Usumacinta se encuentra entre los principales ríos tropicales de América del Norte por su caudal y longitud. Estudios recientes mostraron una alternancia estacional en la fuente de MOP transportada a lo largo del río (Oseguera et al. 2018; Cuevas-Lara et al. 2021), con abundantes aportes alóctonos terrestres durante la temporada de lluvias y una producción primaria acuática autóctona elevada en la temporada de secas. Las fuentes de MO también varían según los cambios topográficos a lo largo del curso del río. El alto relieve y las pendientes empinadas de la cuenca media promueven importantes aportes de MOP alóctona, mientras que las tierras bajas favorecen la producción de MOP autóctona (Cuevas-Lara et al. 2021). Durante el transporte fluvial, la descomposición de la MOP puede cambiar la composición elemental de la MOD (Raymond and Spencer 2015; Ward et al. 2015).

El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto de la variación estacional (temporadas de lluvias y secas) y espacial de la composición elemental en la MOD y de las concentraciones de nutrientes y carbono orgánico particulado (COP) sobre la mineralización potencial del C en las comunidades planctónicas microbianas nativas del río Usumacinta a través de experimentos de laboratorio. Específicamente, se buscó responder la forma en que la mineralización potencial del C: a) se relaciona con la composición elemental y la concentración de la MOD y nutrientes, b) varía longitudinalmente en el río y c) varía estacionalmente. Se espera que la mineralización potencial del C por parte de las comunidades microbianas planctónicas: 1) se relacione positivamente con el desequilibrio estequiométrico de la MOD con una mayor proporción de C sobre N y P, producido por la variación de las entradas de MOD entre sitios y temporadas, debió al ajuste del metabolismo microbiano para usar el C no limitante (i.e., eficiencia baja del uso del C) para obtener el N y P limitados (p. ej., mediante la producción de enzimas), 2) es mayor en la cuenca media debido a la mayor proporción de C en la MOD asociada con los aportes alóctonos de los tramos boscosos, y 3) es mayor en la temporada de lluvias debido al aporte de MOD alóctona exportada desde la cuenca. Evaluar las tasas de mineralización microbiana del C y sus impulsores a lo largo de la columna de agua del río Usumacinta ayudaría a revelar el tipo de transporte (activo vs pasivo) de la MOD en un ambiente fluvial tropical.

Materiales y métodos

Descripción del sitio

Con origen en la región montañosa de la “Sierra de Los Cuchumatanes” de Guatemala (cuenca alta), el río Usumacinta fluye desde la frontera sur de México con Guatemala hacia el norte a través de los estados de Chiapas y Tabasco (cuencas media y baja) para descargar en el sur del Golfo de México (Figura 1). La cuenca del río Usumacinta cubre alrededor de 56.000 km². La longitud total del río en territorio mexicano es de 1,100 km (Benke 2009). El vecino río Grijalva se une al Usumacinta 15 km antes de la desembocadura del río. El caudal conjunto medio es de unos 2.678 m³ s⁻¹.

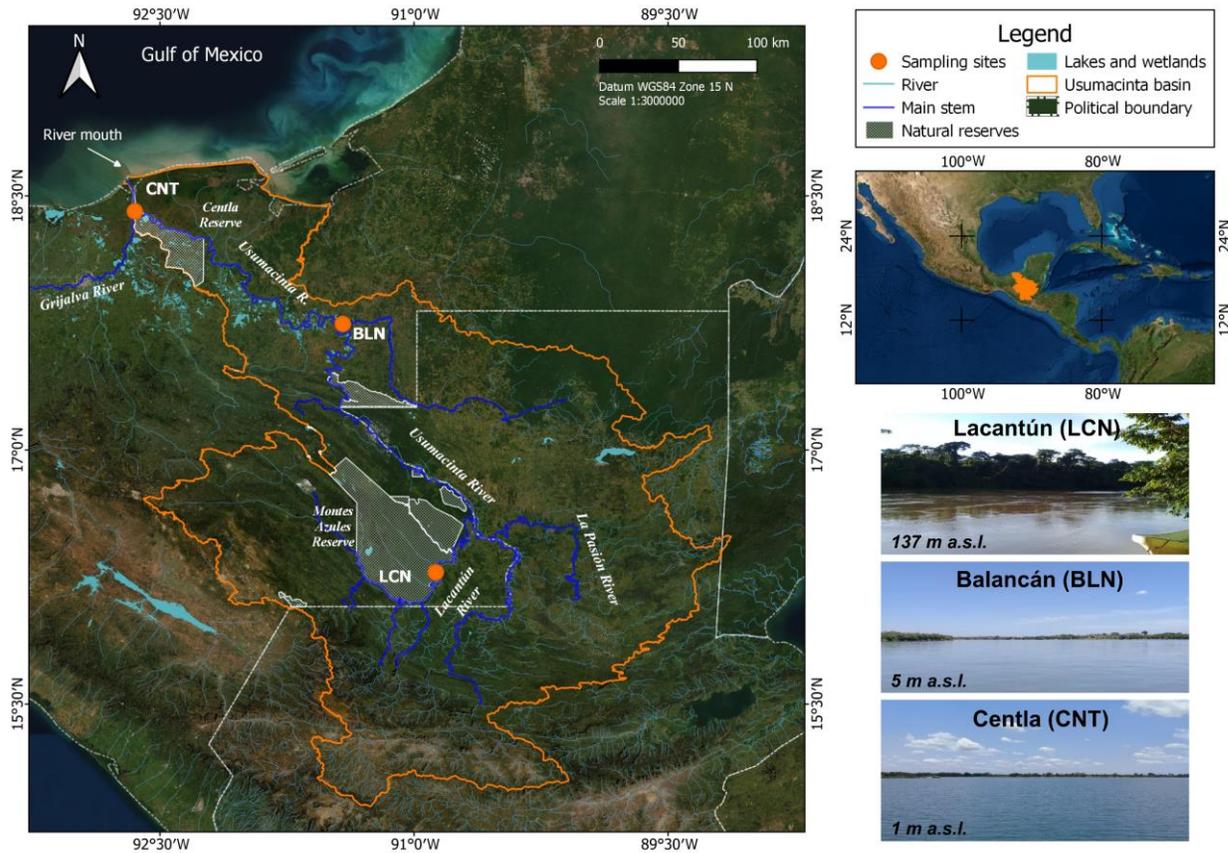


Figura 1 Sitios de muestreo en la cuenca del río Usumacinta en el sureste de México (Elaborado con el software QGIS usando servicios web de acceso gratuito: CCGSS 2017; SEMARNAT and CONANP 2017).

Un clima tropical húmedo caracteriza a la cuenca con una temperatura y precipitación promedio anual que oscila entre 8–12 °C y 5,000 mm en la cuenca alta montañosa y 26–30 °C y 1,500 mm en la cuenca baja de las tierras bajas (Soares and García 2017). La temporada de lluvias se presenta entre junio y octubre, y es caracterizada por eventos meteorológicos extremos (tormentas tropicales y ciclones) que provocan mayores descargas de agua e inundaciones estacionales en las tierras bajas. La temporada de secas abarca de noviembre a mayo (Soares and García 2017).

La cuenca del río Usumacinta incluye dos provincias geomorfológicas (Marshall 2007): las montañas kársticas "Sierra de Los Cuchumatanes" y "Los Altos de Chiapas", compuestas de caliza y dolomita (Marshall 2007), y las planicies costeras bajas, que se extienden a lo largo de una zona de baja pendiente con montículos y hondonadas. Las tierras bajas son rocas sedimentarias con formaciones aluviales y lacustres.

Los bosques tropicales y subtropicales de hoja perenne cubren la zona montañosa, mientras que los bosques húmedos tropicales cubren las tierras bajas. La cuenca media alberga la "Selva Lacandona", la selva tropical más extensa de Mesoamérica, representada por la Reserva de la Biosfera "Montes Azules". Además, uno de los humedales más grandes e importantes de Mesoamérica, la Reserva de la Biosfera "Pantanos de Centla", se extiende sobre 3,028 km² de la cuenca baja. Sin embargo, porciones sustanciales de selvas tropicales en las cuencas media (17%) y baja (32%) fueron removidas para la agricultura y ganadería (Díaz Gallegos y otros 2010).

Muestreo

Se realizaron dos muestreos; el primero fue en la temporada de secas (abril-mayo de 2019) y el segundo fue en la temporada de lluvias (octubre-noviembre de 2019). La temporada de secas y lluvias fueron muestreadas durante periodos meteorológicos usuales, y el año de muestreo fue hidrológicamente regular según los registros de precipitación mensual y anual de los últimos 35 años en la región (muestras colectadas dentro del rango intercuartílico de precipitación para cada temporada). Se seleccionaron tres sitios de muestreo en las cuencas media y baja del tramo mexicano del río (Figura 1 y Tabla 1): a) el río Lacantún (Lacantún; 137 m s.n.m.), (b) el río Usumacinta cerca del pueblo de Balancán (Balancán; 5 m s.n.m.) y (c) el río Usumacinta en la unión con el río Grijalva (Centla; 1 m s.n.m.).

Tabla 1 Características físicas y de cobertura del suelo de los sitios de muestreo del río Usumacinta.

Características (unidades)	Lacantún (LCN)	Balancán (BLN)	Centla (CNT)
Localización (lat/long)	16°16'40 "N 90°52'18 "W	17°45'24 "N 91°25'31 "W	18°24'31 "N 92°38'58 "W
Distancia (km) ^a	656	286	22
Elevación (m s.n.m.) ^b	137	5	1
Área de drenaje (km ²) ^b	15,772	66,623	127,736
Profundidad máxima (m) ^c	4 – 5	5 – 20	5 – 15
Velocidad de la corriente (m s ⁻¹) ^c	0.7 ± 0.4 - 1.4 ± 0.1	0.6 ± 0.2 - 1.1 ± 0.2	0.3 ± 0.0 - 0.8 ± 0.1
Caudal (m ³ s ⁻¹) ^c	1 5 - 173	1,080 - 5,133	1,048 - 5,380
Temperatura (°C)	22.4 ± 0.0 – 27.5 ± 0.1	25.2 ± 0.0 – 28.4 ± 0.1	27.4 ± 0.4 – 28.1 ± 1.0
Oxígeno disuelto (mg l ⁻¹)	8.4 ± 0.0 – 9.4 ± 0.0	6.5 ± 0.0 - 8.3 ± 0.1	2.8 ± 1.1 – 5.8 ± 1.6
pH	8.1 ± 0.0 – 8.0 ± 0.0	7.7 ± 0.0 – 8.0 ± 0.0	7.5 ± 0.1 – 7.8 ± 0.1
Área forestada ^e	89%	69.8%	64.7%
Área con cultivos ^e	8.8%	26%	25.8%
Área de humedales ^e	0.1%	0.5%	1.1%

^a Distancia desde la desembocadura del río Usumacinta hasta el área urbana de Frontera, ^b cálculo con modelos digitales de elevación del conjunto de datos del USGS en el software QGIS (v. 3.16.11) con GRASS (v. 7.8.5); m s.n.m.: metros sobre el nivel del mar, ^c promedio y desviación estándar de las temporadas de secas y lluvias (Oseguera et al. 2018), ^d Base de datos edafológicas según *World Reference Base for Soil Resources* (INEGI 2021), and ^e cálculo con la base de datos *Global Land Service* de Copernicus (PROBA-V *satellite multispectral imagery*, Collection 3; (Buchhorn et al. 2020) in QGIS; Las áreas forestadas abarcan bosques abiertos y cerrados que mezclan vegetación de hoja perenne y caducifolia.

Lacantún está dentro de la Reserva de la Biosfera “Montes Azules” en la cuenca media del río Usumacinta. Balancán se ubica justo después del altorrelieve, al final de la cuenca media e inicio de la cuenca baja en la zona de meandros. Centla está en la cuenca baja en la “Reserva de la Biosfera Pantanos de Centla, justo después de la confluencia de los ríos Grijalva y Usumacinta. A diferencia del río Usumacinta, el río Grijalva tiene cuatro embalses (La Angostura, Chicoasén, Malpaso y Peñitas) a lo largo de su curso y actividades antrópicas con un alto impacto en las condiciones del agua (es decir, pastos, tierras de cultivo y desarrollo urbano).

Las muestras se obtuvieron recogiendo agua en tres puntos de una sección transversal de los sitios del río (un punto central y dos más equidistantes de ambos lados) y a tres profundidades de la columna de agua (una a media profundidad y dos más equidistantes de la superficie y el fondo

(ver Cuevas-Lara et al. 2021; Soria-Reinoso et al. 2022). La muestra compuesta se integró mediante la incorporación de nueve muestras de agua individuales para realizar los experimentos de incubación en el laboratorio. Las muestras se filtraron *in situ* (filtros de microfibra de vidrio Whatman GF/F, tamaño de poro nominal 0.7 μm) y se vertieron dentro de recipientes de plástico estériles de 2 L hasta el borde. Los contenedores se almacenaron en condiciones de oscuridad a 4 °C para minimizar el deterioro de la muestra hasta que se realizaron los análisis físicos y químicos y los experimentos de incubación en el laboratorio.

Diseño experimental

El consumo y la mineralización potencial del C y el N disueltos causada por el ensamblaje microbiano planctónico nativo de cada sitio del río se evaluaron mediante experimentos de incubación en oscuridad y bajo una temperatura controlada en el laboratorio. Las incubaciones se prepararon y realizaron inmediatamente después de que las muestras llegaron al laboratorio (dentro de siete días posteriores al muestreo), que es un período razonable para los experimentos de incubación microbiana (12 a 20 días, p. ej., Wiegner et al. 2009; Soares et al. 2017). Se emplearon las mismas condiciones y períodos de incubación para asegurar la comparación entre tratamientos (es decir, sitios y temporadas). La muestra de agua de río de cada sitio se dividió en dos lotes. Primero se caracterizó un lote mediante el análisis de variables físicas y químicas inmediatamente antes de la incubación (≈ 2 horas; Figura S 1); estas características fueron los valores iniciales de referencia (T_0). Luego, las variables físicas y químicas se analizaron inmediatamente en el lote restante después de la incubación (T_{120}).

Las incubaciones se realizaron en sistemas cerrados con frascos de vidrio de boca ancha de 1 L. Se colocó un recipiente de plástico dentro de cada frasco que contenía 100 ml de agua de las muestras de río sin filtrar y un vial de vidrio lleno con 25 ml de NaOH 0.1 N como trampa alcalina (álcali) del CO_2 para la medición de la mineralización del C (Figura S 1). Se colocaron cinco frascos de vidrio de muestra por sitio (5 frascos x 3 sitios). Además, tres frascos que contenían 100 ml de agua destilada (en lugar de muestras) y tres más con álcali se colocaron simultáneamente como controles y blancos, respectivamente. Una vez preparados con las muestras y los álcalis, los frascos de vidrio se sellaron con tapas herméticas para evitar la reacción entre el CO_2 del aire y los álcalis (i.e., contaminación atmosférica).

Los frascos de vidrio se colocaron aleatoriamente en un horno y se incubaron a 25 °C durante 120 h para evitar que la actividad enzimática en cada sitio y temporada se vean afectados por la dependencia específica de la temperatura. La temperatura de la incubación cae en el rango comúnmente utilizado para los estudios de incubación y coincide con el rango medio de temperatura del agua informado previamente para el río (ver Oseguera et al. 2018). Para evitar el agotamiento del oxígeno, todos los recipientes se extrajeron de los frascos de vidrio después de 60 h de incubación, se agitaron en una placa con agitación (250 rpm / 2 min) y se colocaron nuevamente en el horno para una incubación adicional de 60 h. Durante la agitación del agua, las trampas de álcali se extrajeron rápida y cuidadosamente y se sellaron para disminuir la contaminación atmosférica de CO₂. El período de 120 h y la agitación del agua permitió que las incubaciones representaran la actividad microbiana en condiciones aeróbicas (Hopkins 2007).

La temperatura, la concentración de oxígeno disuelto y el pH se midieron en T₀, la agitación y T₁₂₀ como controles experimentales para identificar los cambios físicos y químicos que pueden afectar a la mineralización. La temperatura y el OD se midieron con una sonda luminiscente (Hach HQ40D), y el pH se midió con un medidor de pH digital eléctrico equipado con un electrodo de vidrio (Thermo Scientific, Orion 5 Star). Durante la incubación (T₀, la agitación y T₁₂₀), la temperatura fue similar entre los sitios (23.4–24.8 °C), el oxígeno disuelto se mantuvo por encima de 5.9 mg l⁻¹ y el pH aumentó ligeramente (diferencias de 0.2 a 0.9). Estos registros indicaron cambios químicos y físicos menores para el experimento y una demanda de oxígeno que no afectó la actividad metabólica microbiana por anaerobiosis.

Métodos analíticos en el laboratorio

Fracción particulada

Sólidos suspendidos totales (SST). La evaluación de SST siguió el método 2540D (APHA 2017). Se filtraron muestras de agua de 400–500 ml en filtros de microfibras de vidrio Whatman GF/F pesados previamente (tamaño de poro nominal 0.7 µm). Después de la filtración, los filtros se secaron en estufa (105°C/48 h) y se pesaron. La concentración de SST se determinó restando los pesos antes y después de la filtración y dividiendo por el volumen filtrado.

Carbono orgánico particulado. Para el análisis del COP, se filtraron 400 y 500 ml de muestras de agua en filtros de fibra de vidrio Whatman GF/F pre-calcinados (550 °C/4 h) (tamaño de poro nominal de 0.7 µm) para retener la MOP. Luego, los filtros se acidificaron con HCl 0.1 N y se secaron en estufa (105 °C/48 h) para eliminar las trazas de C inorgánico (por ejemplo, carbonatos). La concentración de COP en los filtros se determinó por combustión con un analizador de carbono total (TOC CM 5012, módulo para sólidos) y detección coulométrica (Huffman 1977).

Porcentaje de carbono orgánico (%OC). Se calculó el %OC en los SST como $\%OC = (COP \div SST) \times 100$. Un %OC alto indicó una mayor proporción de COP que de partículas inorgánicas en los SST, y pudo atribuirse a MOP fresco como restos de vegetación fresca o fitoplancton (Meybeck 1993).

Fracción disuelta

Las muestras de agua se filtraron a través de filtros de microfibra de vidrio Whatman GF/F (tamaño de poro nominal de 0.7 µm) para retener y separar las partículas de la fracción disuelta.

Carbono Total Disuelto (CTD) y Carbono Inorgánico Disuelto (CID). Se determinaron el CTD y CID en las muestras de agua por combustión y detección coulométrica con un analizador de C total (Thermo Scientific, UIC Mod. CM 5012; (Huffman 1977). Se utilizó un módulo líquido (UIC-Coulometric) para CTD y un módulo de acidificación (CM5130) para la concentración de CID. El COD se calculó mediante la resta de CID de las concentraciones de CTD.

Nitrógeno total disuelto (NTD), fósforo total disuelto (FTD), nitrógeno inorgánico disuelto (NID) y fósforo inorgánico disuelto (denominado fósforo reactivo soluble, FRS). Alícuotas (10 ml) de los filtrados se digirieron con H₂SO₄, H₂O₂, K₂SO₄ y CuSO₄ a 360 °C. Después de la digestión ácida, se usó el método de Kjeldahl para determinar el NTD, y el método de molibdato después de la reducción con ácido ascórbico se usó para determinar el FTD (Murphy y Riley 1962; Bremner 1996). Luego, los extractantes se midieron por colorimetría en un Bran Luebbe AutoAnalyzer III. Las formas inorgánicas de N y P se midieron a partir de muestras de agua antes de la digestión ácida para medir los nutrientes inorgánicos. Se usó el método de hipoclorito de fenol para determinar la concentración de NID (NO₃⁻ y NH₄⁺) mediante el análisis colorimétrico en un Bran Luebbe AutoAnalyzer III (Mulvaney 1996). Se usó el método de molibdato-ácido

ascórbico para medir la concentración de FRS por análisis colorimétrico en un Bran Luebbe AutoAnalyzer III (Murphy and Riley 1962).

Nitrógeno orgánico disuelto (NOD) y fósforo orgánico disuelto (FOD). El NOD y POD se calcularon restando las formas inorgánicas de las formas disueltas totales como $NOD = NTD - NID$ y $POD = FTD - FRS$.

Mineralización potencial del carbono

La mineralización potencial de C se evaluó mediante las emisiones de C-CO₂ en las incubaciones siguiendo el método de titulación con ácido clorhídrico (Hopkins 2007). El balance químico indica que cada mol de CO₂ liberado a través de la mineralización microbiana queda químicamente atrapado como carbonato de sodio al reaccionar con dos moles de álcali (NaOH; Ecuación 1). Después de la incubación, se añadió BaCl₂ 1.5 N a las trampas de álcali para precipitar el carbonato de sodio en BaCO₃ insoluble (Ecuación 2), de la siguiente manera:



Luego, las disoluciones álcali con precipitados se titularon con HCl 0,1 N usando fenolftaleína como indicador:



El volumen de ácido necesario en la titulación indicó la cantidad de álcali que no reaccionó con el CO₂. Por lo tanto, la cantidad reaccionada (diferencia de álcali inicial y sin reaccionar) representó la mitad del CO₂ emitido por las muestras (Ecuaciones 1 y 4). Finalmente, la mineralización potencial del C se calculó como el flujo de C del CO₂ emitido (C-CO₂; Ecuación 4), de la siguiente manera:

$$CO_2 - C = \frac{(V_S - V_B) \times A_r C}{2} \times V_{WS} \div T_{INC} \quad (\text{Ecuación 4})$$

Donde V_S es el volumen de HCl (ml) consumido por el álcali en la titulación, V_B es el volumen de HCl consumido por el álcali de los blancos, A_{rC} es la masa atómica relativa del carbono, V_{ws} es el volumen de la muestra de agua (ml) y T_{INC} es el período de incubación (días).

Tratamiento de datos y análisis estadístico

Las transformaciones microbianas del C, N y P se evaluaron mediante las diferencias de las concentraciones del C, N y P disueltos entre T_0 y T_{120} . Se utilizó el valor delta (Δ) para representar estas diferencias. Por ejemplo, deltas positivos de NO_3^- y NH_4^+ indicaron la mineralización del N por parte de los microbios (p. ej., nitrificación y amonificación neto, respectivamente). Por el contrario, los deltas negativos evidenciaron el consumo de N inorgánico por parte de la comunidad microbiana. Los cambios en COD y NOD entre T_0 y T_{120} (ΔCOD y ΔNOD , respectivamente) representaron el C y el N de la MOD consumidos por los microbios en las incubaciones (del Giorgio and Cole 1998). También, se calcularon los cambios relativos después de las incubaciones ($\Delta\%$) como la cantidad de cambio dividida por el valor de referencia inicial (T_0) y se expresaron como porcentajes para cada variable.

Se aplicó un análisis de componentes principales (PCA) utilizando las concentraciones disueltas de C, N y P en T_0 para resumir la variación de la MOD y explorar las características iniciales de los nutrientes en las muestras y las diferencias entre los sitios y temporadas. Los puntajes del PCA se correlacionaron con la concentración y contenido de C orgánico de la fracción particulada para identificar cambios estacionales y espaciales de la MOD. Los cambios de los SST, COP y %OC reflejaron cambios en las condiciones ambientales y en la entrada de materia orgánica (p. ej., la descarga del río, la erosión de la cuenca y la producción primaria). El PCA se realizó con los datos transformados por el método Box-Cox ($\lambda = 0.75$), índice de similitud euclidiana y una matriz de correlación para corregir distribuciones no normales, encontrar relaciones lineales y establecer la varianza igual a uno entre las variables. Para realizar el procedimiento de ordenación, se utilizó el límite de detección para N (0.1 mg l^{-1}) y P (0.3 mg l^{-1}) cuando se registraron valores por debajo del límite de detección para las concentraciones de N y P disueltos.

Se aplicó otro PCA usando los deltas de la fracción disuelta para examinar el efecto de la incubación y su variación entre las temporadas y sitios. Además, los componentes del primer PCA de los nutrientes disueltos en T_0 y la mineralización potencial de C se correlacionaron con el

segundo PCA. El segundo PCA se ordenó con una matriz de correlación y con la imputación por iteraciones para valores faltantes (Ilin and Raiko 2010). La prueba de correlación de Spearman (r_s) se usó para correlacionar la concentración de nutrientes en T_{120} y sus deltas con la mineralización potencial de C. Para ambos PCA, los componentes significativos se seleccionaron de acuerdo con los valores propios esperados bajo un modelo aleatorio (método *Broken Stick*). Usamos el segundo PCA y la prueba de correlación de Spearman para examinar la primera hipótesis que establece una relación entre la mineralización de C y con el desequilibrio estequiométrico de la MOD.

Para evaluar la segunda y tercera hipótesis sobre las diferencias espaciales y estacionales de la mineralización potencial del C, se compararon los deltas de los nutrientes y las tasas de la mineralización del C entre dos factores: sitio (Lacantún, Balancán y Centla) y temporada (seca y lluviosa). Las pruebas ANOVA y Kruskal-Wallis compararon el factor de sitio. Se utilizó una prueba de Welch cuando los grupos presentaron varianzas desiguales en las comparaciones. El factor estacional se comparó con pruebas t de Student si los datos cumplieron con la distribución normal; se usó la U de Mann-Whitney no paramétrica si los datos no cumplieron con la distribución normal. Las ordenaciones, comparaciones de niveles de factores y correlaciones se implementaron en SigmaPlot (v14) y Past (v4.08). Se utilizó un valor de p de 0.05 para todos los niveles de significancia de las pruebas estadísticas.

Resultados

Condiciones iniciales (T_0)

Temporada de secas. Las concentraciones de los SST y COP variaron entre los sitios (coeficiente de variación, CV, alrededor del 90 %), mientras que el %OC tuvo una variación baja (CV 9 %) con un promedio de 10 ± 1 %. En cuanto a la fracción disuelta, la CID tuvo una variación baja (≤ 11 %), con concentraciones similares entre los tres sitios (Tabla 2). El COD tuvo una variación más significativa (CV 20 %) con concentraciones mayores en Lacantún y Balancán ($\approx 21,000 \mu\text{g l}^{-1}$) que en Centla ($12,620 \mu\text{g l}^{-1}$). Las muestras de la temporada de secas mostraron una disminución de NO_3^- aguas abajo, con valores por debajo de los límites de detección en Centla, donde el NH_4^+ alcanzó su punto máximo. El NO_3^- dominó las especies de N inorgánico en Lacantún y Balancán, mientras que el NH_4^+ en Centla. La concentración de NOD aumentó veinte veces aguas abajo (comparando Lacantún con Centla; Tabla 2). El FRS estuvo por debajo de los

límites de detección y el FOD aumentó significativamente aguas abajo (Centla tuvo una concentración de FOD casi ochenta veces mayor que Lacantún). Las relaciones COD/NOD y COD/FOD disminuyeron aguas abajo, y la relación NOD/FOD aumentó en Balancán (Tabla 2).

Tabla 2 Cambios de nutrientes particulados y disueltos después de incubaciones de muestras de agua de Lacantún, Balancán y Centla en dos temporadas hidrológicas contrastantes.

		Temporada de secas			Temporada de lluvias		
		LCN	BLN	CNT	LCN	BLN	CNT
SST	T ₀	3.33	18.33	5.00	36.73	50.00	27.50
	T ₁₂₀	11.59	6.11	1.67	34.69	40.90	22.78
	Δ	8.26	-12.22	-3.33	-2.04	-9.10	-4.72
	Δ%	248	-67	-67	-6	-18	-17
COP	T ₀	0.35	2.03	0.46	0.86	1.80	0.55
	T ₁₂₀	2.35	1.06	0.29	1.69	2.16	0.75
	Δ	2.00	-0.97	-0.17	0.83	0.36	0.20
	Δ%	582	-48	-36	101	21	37
%OC	T ₀	10.4	11.1	9.2	2.3	3.6	2
	T ₁₂₀	20.3	17.4	17.7	4.9	5.3	3.3
	Δ	9.9	6.3	8.5	2.6	1.7	1.3
	Δ%	96	57	93	113	51	65
CID	T ₀	27,310	33,790	30,040	30,660	28,910	31,850
	T ₁₂₀	15,040 (320)	15,810 (1,050)	20,760 (480)	18,980 (400)	21,730 (960)	26,910 (820)
	Δ	-12,270 (320)	-17,920 (1,050)	-9,290 (480)	-11,680 (400)	-7,180 (960)	-4,940 (820)
	Δ%	-45 (1)	-53 (3)	-31 (2)	-38 (1)	-25 (3)	-16 (2)
COD	T ₀	22,580	20,930	12,620	7,260	8,650	8,030
	T ₁₂₀	8,360 (1,110)	7,410 (2,160)	3,350 (1,790)	3,310 (1,380)	2,540 (190)	3,880 (1,710)
	Δ	-14,220 (1,110)	-13,520 (2,160)	-9,270 (1,790)	-3,950 (1,380)	-6,110 (190)	-4,160 (1,710)
	Δ%	-63 (5)	-65 (10)	-73 (14)	-54 (19)	-71 (2)	-52 (21)
NO ₃ ⁻	T ₀	18	12	*	5	30	82
	T ₁₂₀	18 (8)	19	*	*	*	65 (9)
	Δ	1 (8)	7	*	*	*	-17 (9)
	Δ%	3 (45)	65	*	*	*	-21 (11)
NH ₄ ⁺	T ₀	9	*	14	124	137	181
	T ₁₂₀	27 (8)	6 (4)	20	8 (10)	10 (9)	112 (48)
	Δ	18 (8)	*	6	-116 (10)	-127 (9)	-69 (48)
	Δ%	196 (86)	*	43	-94 (8)	-93 (7)	-38 (26)
NOD	T ₀	5	40	99	66	46	5
	T ₁₂₀	14 (13)	73 (28)	42	197 (13)	271 (33)	104 (17)
	Δ	9 (13)	33 (28)	-57	131 (13)	225 (33)	99 (17)

	Temporada de secas			Temporada de lluvias			
	LCN	BLN	CNT	LCN	BLN	CNT	
	$\Delta\%$	200 (283)	85 (72)	-58	198 (19)	488 (71)	1970 (336)
FRS	T ₀	*	*	*	2	2	21
	T ₁₂₀	*	*	*	*	*	4 (1)
	Δ	*	*	*	*	*	-17 (1)
	$\Delta\%$	*	*	*	*	*	-83 (3)
FOD	T ₀	4	28	327	22	14	*
	T ₁₂₀	34 (10)	25 (5)	33 (6)	24	6 (6)	26 (13)
	Δ	30 (10)	-3 (5)	-294 (6)	2	-8 (6)	*
	$\Delta\%$	744 (254)	-10 (17)	-90 (2)	9	-61 (45)	*
COD/NOD	T ₀	5018	530	127	110	188	1,606
	T ₁₂₀	1131 (1002)	93 (36)	49	19 (9)	9 (2)	30 (9)
	Δ	-3886 (1002)	-437 (36)	-79	-91 (9)	-179 (2)	-1576 (9)
	$\Delta\%$	-77 (20)	-83 (7)	-63	-83 (8)	-95 (1)	-98 (1)
COD/FOD	T ₀	5,645	748	39	330	618	*
	T ₁₂₀	237 (52)	298 (28)	110 (72)	147	463 (45)	112 (56)
	Δ	-5408 (52)	-449 (28)	72 (72)	-183	-155 (45)	*
	$\Delta\%$	-96 (1)	-60 (4)	186 (187)	-56	-25 (7)	*
NOD/FOD	T ₀	1.1	1.4	0.3	3.0	3.3	*
	T ₁₂₀	0.3 (0.3)	4.8 (3.0)	1.2	8.2	24.6 (2.6)	6.0 (4.2)
	Δ	-0.8 (0.3)	3.3 (3.0)	0.9	5.2	21.3 (2.6)	*
	$\Delta\%$	-71 (28)	237 (214)	303	174	647 (80)	*

Los valores representan la media (desviación estándar) y deltas (absoluto, Δ , y relativo, $\Delta\%$; respecto a T₀) de las condiciones de incubación inicial (T₀) y final (T₁₂₀; 120 h a 25 °C). LCN: Lacantún; BLN: Balancán; CNT: Centla. SST (mg l⁻¹): sólidos suspendidos totales; COP (mg l⁻¹): carbono orgánico particulado; %OC (%): porcentaje de carbono orgánico en SST; CID (μg l⁻¹): carbono inorgánico disuelto; COD (μg l⁻¹): carbono orgánico disuelto; NO₃⁻ (μg l⁻¹): nitratos; NH₄⁺ (μg l⁻¹): amonio; NOD (μg l⁻¹): nitrógeno orgánico disuelto; FRS (μg l⁻¹): fósforo reactivo soluble; FOD (μg l⁻¹): fósforo orgánico disuelto. *: valores por debajo del límite de detección.

Temporada de lluvias. La variación entre sitios para los SST y COP fue menor que en la temporada de secas ($CV < 60\%$). El %OC promedió $3 \pm 1\%$. Las concentraciones de CID y COD tuvieron una variación baja ($CV < 10\%$). La mayor parte del nitrógeno disuelto se registró en forma de NH_4^+ y tuvo concentraciones más bajas de NOD. El NO_3^- y NH_4^+ aumentaron aguas abajo, mientras que el NOD disminuyó (Tabla 2). La FRS fue baja ($2 \mu g l^{-1}$) en Lacantún y Balancán, pero aumentó en Centla ($21 \mu g l^{-1}$). El FOD mostró una tendencia opuesta al FRS, disminuyendo aguas abajo hasta por debajo de los límites de detección (Tabla 2). Las relaciones COD/NOD/FOD aumentaron aguas abajo.

Cambios entre temporadas. La concentración de SST en la temporada de secas fue menor que en la lluviosa (t-test, $p = 0.022$), mientras que el %OC fue entre tres (Balancán) y cinco veces (Lacantún y Centla) mayor en la temporada de secas con respecto a lluvias. El PCA separó la fracción disuelta orgánica de la inorgánica entre temporadas (Figura 2). El primer componente explicó el 51.2% de la varianza de nutrientes disueltos y se correlacionó positivamente con NO_3^- , NH_4^+ y FRS y negativamente con las concentraciones de COD, NOD y FOD. Las observaciones de la temporada de lluvias correspondieron a concentraciones altas de NO_3^- , NH_4^+ y FRS, mientras que las concentraciones más altas de nutrientes orgánicos correspondieron a la temporada de secas. El primer componente se correlacionó positivamente con los SST, pero negativamente con el %OC ($r = 0.52$ y -0.75 , respectivamente). El segundo componente explicó el 26.1% de la varianza y destacó las distancias entre los sitios. Este componente se correlacionó positivamente con el NOD, FOD y NH_4^+ y negativamente con el COD, además separó las muestras de Lacantún y Balancán en la temporada de secas, con mayor COD y menor NOD y FOD, de Centla (ver eje Y en la Figura 2). El segundo componente también se correlacionó positivamente con los SST, mientras que negativamente con el %OC ($r = 0.42$ y -0.57 , respectivamente). Las relaciones COD/NOD y COD/FOD fueron mayores en la temporada de secas que en la de lluvias, excepto para COD/NOD en Centla, en donde fue menor, mientras que la relación NOD/FOD fue mayor en la temporada de lluvias excepto en Centla (Tabla 2).

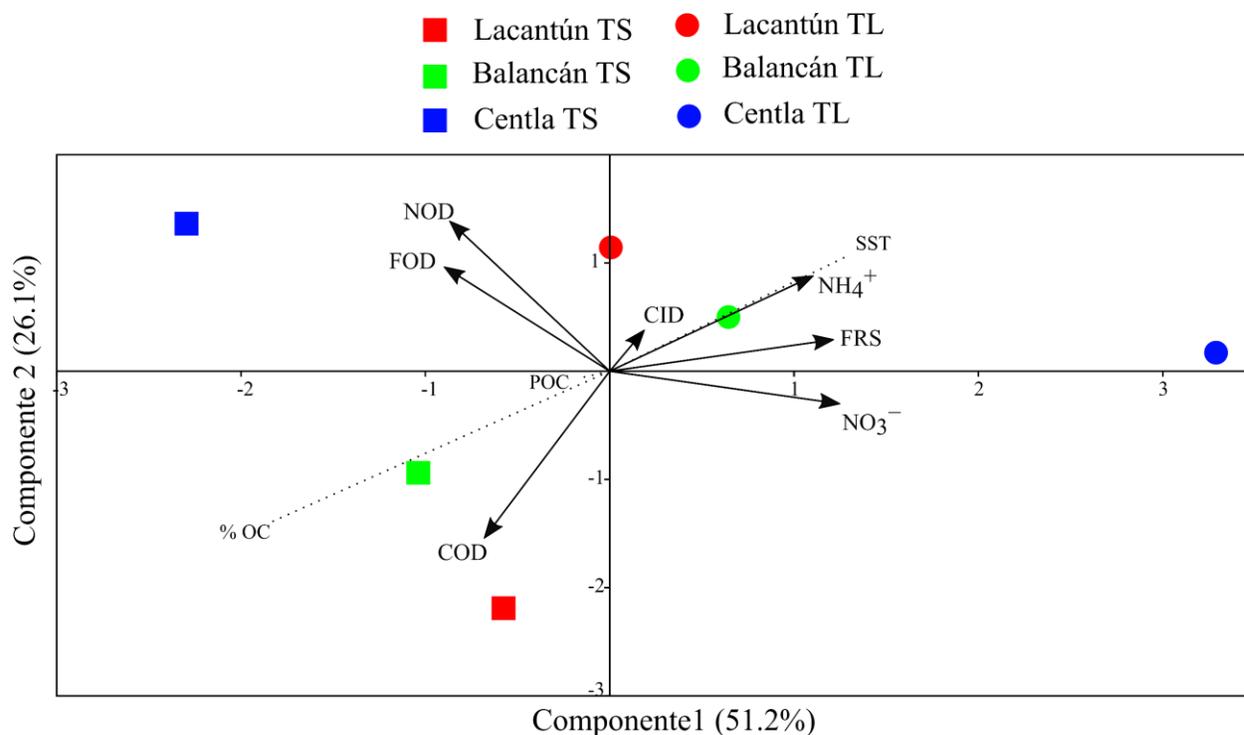


Figura 2 Análisis de componentes principales de los nutrientes disueltos en la condición inicial de la incubación (T_0) de las muestras de agua de Lacantún, Balancán y Centla en las temporadas de lluvias (TL) y secas (TS). Las flechas indican el puntaje de las fracciones disueltas, y las líneas punteadas indican la correlación de la fracción particulada con el puntaje de la ordenación. Los acrónimos se dan en la Tabla 2.

Una prueba de correlación de Pearson mostró correlaciones significativas entre siete variables en T_0 (Tabla S 1). Hubo correlaciones positivas de los SST con NOD/FOD, %OC con COD, NO_3^- con FRS, NH_4^+ con NOD/FOD y FRS con NOD/FOD. Las correlaciones negativas fueron %OC con NH_4^+ y COD con NH_4^+ .

Condiciones posteriores (T_{120})

Temporada de secas. Después de las incubaciones, los SST y COP aumentaron en Lacantún y disminuyeron en Balancán y Centla (Tabla 2). El %OC aumentó 6–10 % en todos los sitios. CID y COD disminuyeron en todos los sitios (Tabla 2). ΔCOD promedió $-12,279 \pm 2,796 \mu\text{g l}^{-1}$, lo que representó una disminución de $67 \pm 11\%$. Las muestras de Lacantún y Balancán tuvieron una mayor disminución de COD (ΔCOD : $-14,220 \pm 1,110 \mu\text{g l}^{-1}$ y $-13,520 \pm 2,160 \mu\text{g l}^{-1}$, respectivamente) que Centla (ΔCOD : $-9,270 \pm 1,790 \mu\text{g l}^{-1}$; ANOVA, $p = 0.010$ (Figura 3). Después de las incubaciones, el ΔNO_3^- tuvo una desviación estándar alta en Lacantún, registró

valores positivos en Balancán y se mantuvo por debajo del límite de detección en Centla (Tabla 2). El ΔNH_4^+ fue positivo, con $18 \pm 8 \mu\text{g l}^{-1}$ en Lacantún y cerca de $6 \mu\text{g l}^{-1}$ en Balancán y Centla. El FRS se mantuvo por debajo de las concentraciones del límite de detección. El FOD aumentó en Lacantún, pero disminuyó en Balancán y Centla. Las incubaciones redujeron la relación COD/NOD (Tabla 2). La relación COD/FOD solo disminuyó en Lacantún y Balancán. La relación NOD/FOD disminuyó en Lacantún, pero aumentó en Balancán y Centla después de las incubaciones.

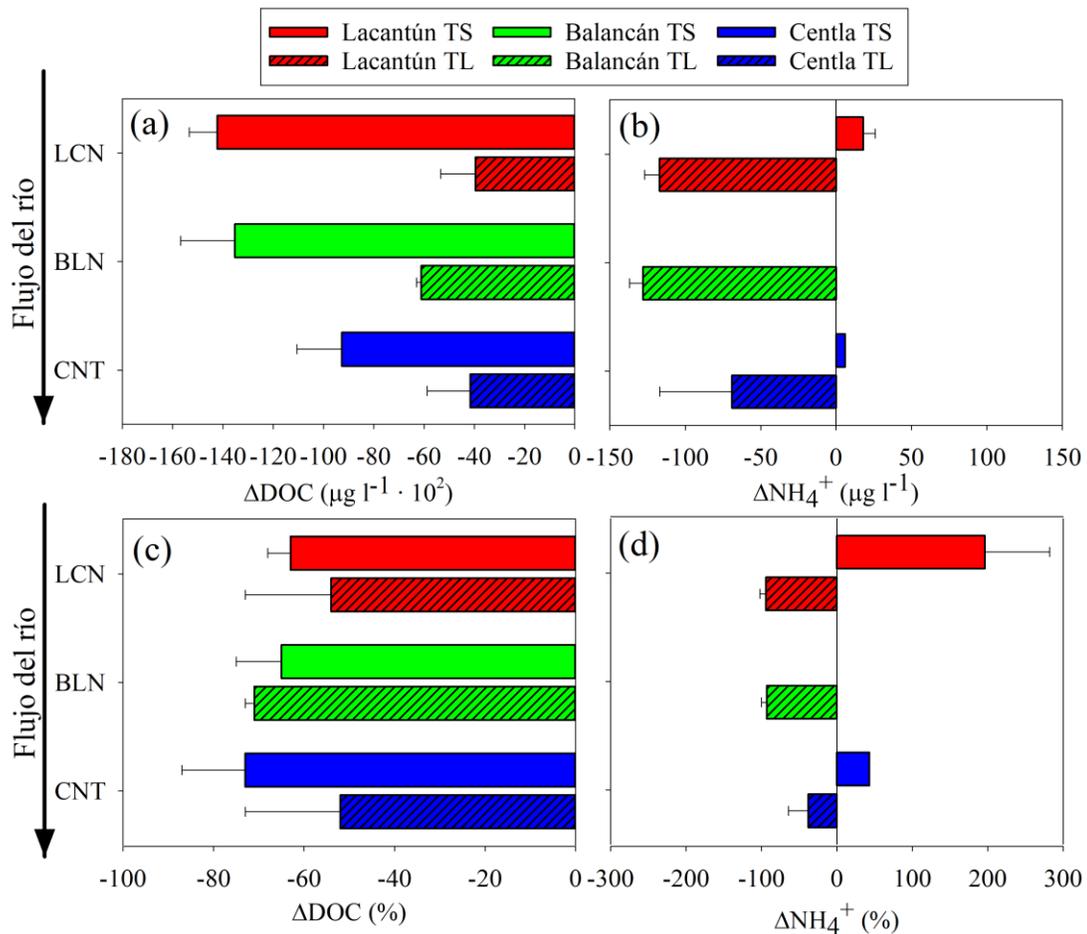


Figura 3 (a) consumo de COD y (b) captación de NH_4^+ (negativo) vs amonificación (positivo), y (c-d) sus respectivos valores relativos, en la condición final de incubación (T_{120} ; 120 h a 25°C) de muestras de agua de Lacantún (LCN), Balancán (BLN) y Centla (CNT) en las temporadas de lluvias (TL) y secas (TS). Las barras representan la media; los bigotes representan la desviación estándar. El valor delta para NH_4^+ en Balancán no estaba disponible debido a valores por debajo del límite de detección.

Temporada de lluvias. Los SST disminuyeron, el COP aumentó y el %OC aumentó (entre 1 y 3%) después de las incubaciones en todos los sitios. El CID y COD disminuyeron en todos los sitios (Tabla 2). El ΔCOD promedió $-4,846 \pm 1,521 \text{ mg l}^{-1}$ ($-60 \pm 17 \%$), y no hubo diferencias significativas del ΔCOD entre sitios (prueba de Welch, $p = 0.055$; Figura 3). Lacantún y Balancán tuvieron NO_3^- por debajo de los valores límite de detección después de las incubaciones, sin embargo, ΔNO_3^- mostró disminuciones cercanas a $4 \mu\text{g l}^{-1}$ en Lacantún, $29 \mu\text{g l}^{-1}$ en Balancán y $18 \mu\text{g l}^{-1}$ en Centla. El ΔNH_4^+ promedió $-102 \pm 40 \mu\text{g l}^{-1}$ y no fue significativamente diferente entre los sitios (ANOVA, $p = 0.083$; Figura 3). ΔNO_3^- y ΔNH_4^+ , como resultado, fueron negativos durante las incubaciones de la temporada de lluvias. El NOD aumentó notablemente después de las incubaciones (Tabla 2). El FRS disminuyó por debajo de los valores límites de detección en Lacantún y Balancán y cerca del 80% en Centla. Mientras que la FOD aumentó en Lacantún y Centla y disminuyó en Balancán. Las relaciones COD/NOD y COD/FOD disminuyeron después de la incubación en la temporada de lluvias. La relación NOD/FOD aumentó en Lacantún y Balancán.

Cambios entre temporadas. Después de las incubaciones, el aumento del %CO fue mayor en la temporada de secas que en la lluviosa (prueba t, $p < 0.001$), y el ΔCOD fue significativamente menor en la temporada de secas que en la lluviosa (prueba U, $p < 0.001$; Tabla 2). Según el PCA de los deltas de la fracción disuelta, el primer componente explicó el 44.5% de la varianza y separó significativamente ambas temporadas según sus puntajes (t-test, $p < 0.001$; Figura 4). El primer componente se correlacionó positivamente con ΔCOD , ΔNOD y ΔCID y negativamente con ΔNO_3^- y ΔNH_4^+ , separando las muestras de la temporada de secas con mayor ΔNO_3^- y ΔNH_4^+ y menor ΔCOD y ΔNOD de las muestras de la temporada de lluvias con mayores ΔCOD y ΔNOD y menores deltas de ΔNO_3^- y ΔNH_4^+ . Las observaciones de Lacantún y Balancán fueron más negativas en este gradiente, con la mayoría del puntaje por debajo de -1.5 en comparación con el resto por arriba de 0.0 (ver eje X en la Figura 4). Este gradiente también se correlacionó positivamente con el puntaje de los componentes primero y segundo de PCA de nutrientes disueltos en T_0 , mientras que negativamente con la mineralización potencial de C. El segundo componente, que explicó el 21.8% de la varianza, tuvo una correlación positiva con ΔNO_3^- , ΔNOD y ΔFOD y una correlación negativa con ΔCID y ΔNH_4^+ . Separó las muestras de Centla de las de Lacantún y Balancán; el primer sitio tuvo altos ΔCID y ΔNH_4^+ y bajos ΔFOD , mientras que los otros dos sitios tuvieron altos ΔNO_3^- y ΔFOD en ambas temporadas.

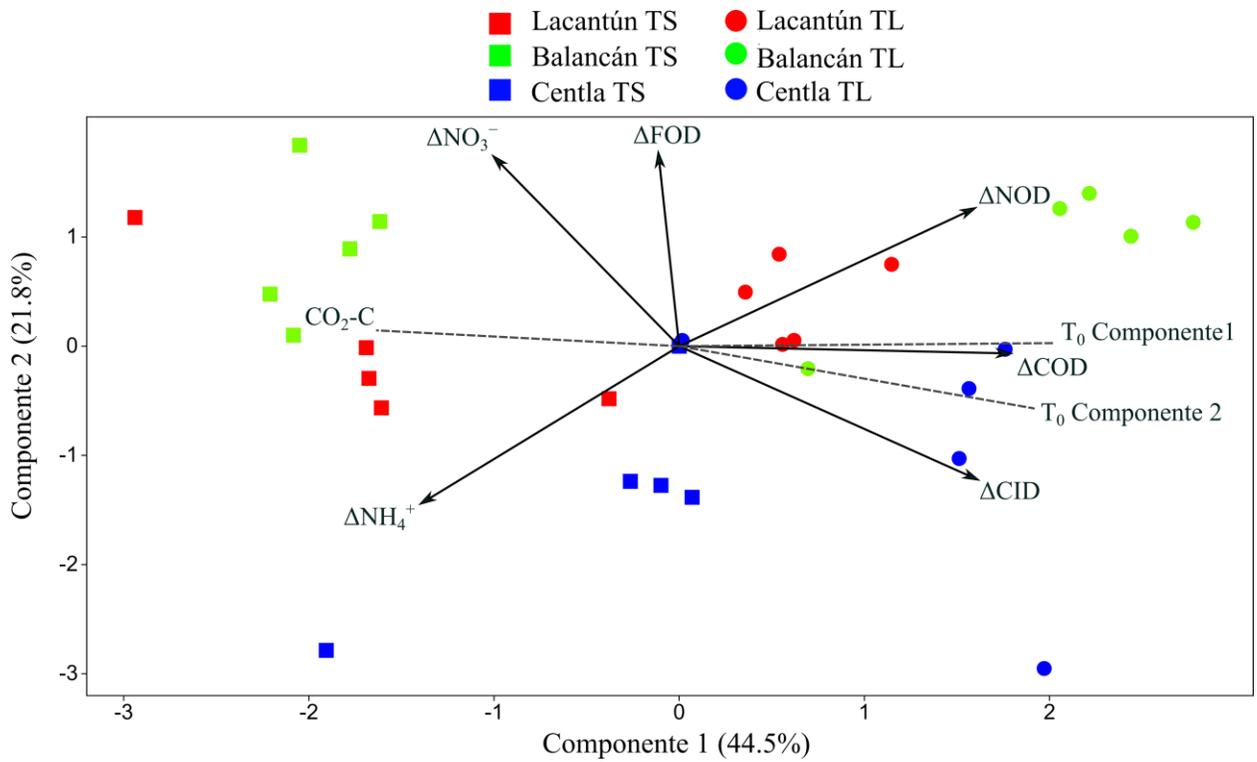


Figura 4 Análisis de componentes principales de los deltas de nutrientes disueltos en la condición final de incubación (T₁₂₀; 120 h a 25 °C) de las muestras de agua de sitios Lacantún, Balancán y Centla en las temporadas de lluvias (TL) y secas (TS). Las líneas rectas indican las correlaciones del puntaje con los deltas. Los acrónimos se dan en la

Tabla 2. Las líneas punteadas representan la correlación de puntajes con el primer y segundo componente de las variables disueltas T₀ PCA (Componentes 1 y 2 de T₀) y la mineralización potencial de C (C-CO₂).

Según los análisis de correlaciones de Spearman ($p < 0.05$), el $\Delta\text{COD}/\text{NOD}$ se correlacionó negativamente con los cocientes COD/NOD ($r_s = -0.94$, $p = 0.017$) y COD/FOD ($r_s = -0.99$, $p = 0.017$), y el $\Delta\text{COD}/\text{FOD}$ correlacionó negativamente con la relación COD/FOD ($r_s = -0.99$, $p = 0.017$).

Mineralización potencial del carbono

La mineralización potencial del C en las muestras fue superior a $9 \text{ mg C-CO}_2 \text{ l}^{-1} \text{ día}^{-1}$. En comparación, las incubaciones de control (agua destilada) tuvieron menos de $8 \text{ mg C-CO}_2 \text{ l}^{-1} \text{ día}^{-1}$ (Figura 5). En la temporada de secas, la mineralización potencial de C fue significativamente mayor en Lacantún y Balancán (25.99 ± 4.49 y $28.78 \pm 2.69 \text{ mg C-CO}_2 \text{ l}^{-1} \text{ día}^{-1}$, respectivamente) que en Centla ($19.96 \pm 0.70 \text{ mg CO}_2\text{-C l}^{-1} \text{ día}^{-1}$, ANOVA, $p = 0.005$, Figura 5). En la temporada de lluvias, por el contrario, no hubo diferencias significativas en la mineralización potencial de C entre los sitios (prueba t de Welch, $p = 0.424$). Balancán tuvo una mayor mineralización potencial de C en la temporada de secas que en la temporada de lluvias (prueba t de Student, $p < 0.001$), mientras que las muestras de Lacantún y Centla no fueron significativamente diferentes entre temporadas (prueba t de Welch, $p = 0.569$ y 0.975 , respectivamente, Figura 5).

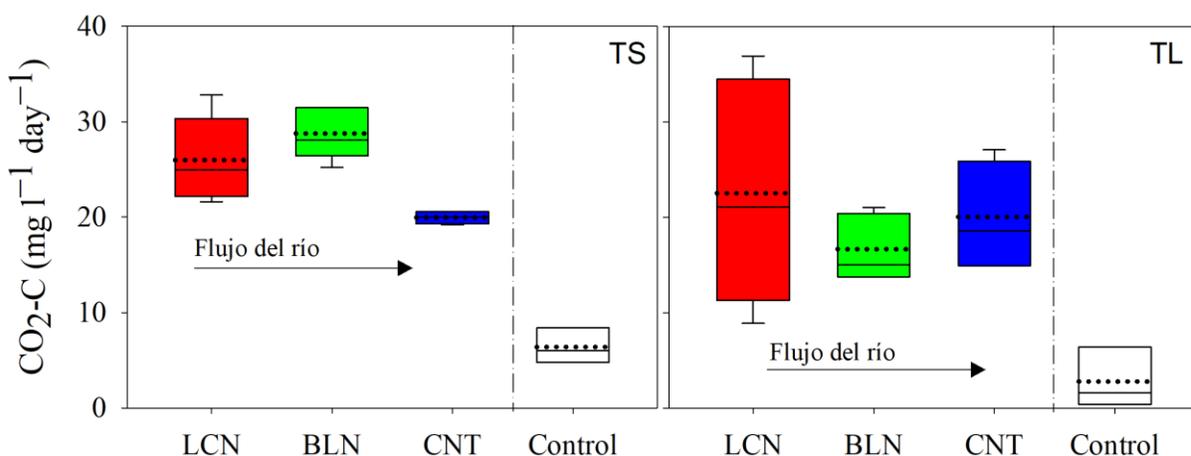


Figura 5 Mineralización potencial de carbono después de la incubación (T_{120} a $25\text{ }^{\circ}\text{C}$) de las muestras de agua de los sitios Lacantún (LCN), Balancán (BLN) y Centla (CNT) en la temporada de secas (TS) y lluvias (TL). Los bigotes representan los deciles 1.º y 9.º, los recuadros representan los cuartiles Q_1 y Q_3 , la línea punteada indica la media, y la continua la mediana.

Según los análisis de correlaciones significativas de Spearman, la mineralización potencial de C se correlacionó positivamente con el COD ($r_s = 0.56$, $p = 0.004$), ΔNH_4^+ ($r_s = 0.72$, $p = 0.001$) y la relación COD/NOD ($r_s = 0.64$, $p = 0.007$), y negativamente con el NOD ($r_s = -0.52$, $p = 0.048$) y ΔNOD ($r_s = -0.52$, $p = 0.044$) en T_{120} .

Discusión

Relación entre proporciones elementales de la MOD y mineralización microbiana de C

Las tasas de mineralización potencial de C más altas se observaron en las muestras con valores altos de la concentración de COD y relaciones COD/NOD y COD/FOD iniciales. Este patrón sugiere que los microbios aumentaron la mineralización con la concentración de COD. Las observaciones extremas negativas del componente uno del segundo PCA, en la Figura 4, también muestran el impacto del COD inicial en la mineralización microbiana. Sin embargo, la correlación de la relación COD/NOD con la mineralización potencial de C tuvo la mayor variación explicada entre las variables. Por lo tanto, la composición elemental de la MOD parece un mejor indicador de la disponibilidad de sustrato para los microbios que la concentración de COD. Otros estudios también encontraron altas tasas de respiración bajo sustratos con exceso de C y agotamiento de P

y N utilizando experimentos microbianos como cultivo e incubación de bacterias acuáticas heterótrofas (Farjalla et al. 2006; Hessen and Anderson 2008). Estas tasas elevadas, en consecuencia, deberían conducir a una alta mineralización de C, lo que concuerda con nuestros resultados.

Además, una alta proporción de C en la MOD con altas tasas de mineralización podría indicar que los microbios invierten más energía en la mineralización para obtener nutrientes limitantes. Sinsabaugh et al. (2016) informaron que la eficiencia en el uso del carbono (CUE) de la comunidad microbiana disminuye con un aumento en la relación C/N del recurso. Estos autores definieron CUE como la relación entre el C usado para el crecimiento y la suma de C usado para el crecimiento y la respiración; Por lo tanto, si CUE tuviera valores bajos, la comunidad microbiana invierte más C para el metabolismo basal asociado a la producción de biomoléculas como enzimas. En consecuencia, la comunidad microbiana debe invertir energía para producir enzimas extracelulares para descomponer las moléculas orgánicas cuando la MOD tiene relaciones C/N altas (Sinsabaugh et al. 2009; Sinsabaugh and Shah 2012). Otros estudios experimentales han encontrado limitaciones en el procesamiento microbiano relacionado con la composición elemental de la MOD en datos de campo y laboratorio para ambientes lóticos, como una eficiencia de crecimiento bacteriano alta en materia con una relación COD/NOD baja (Berggren et al. 2007; Yates et al. 2019). Comparativamente, las altas tasas de mineralización de C en nuestros resultados podrían representar una estrategia de mejora de la adecuación biológica por parte de los microorganismos (p. ej., producción de exoenzimas) reflejada en el uso de C poco eficiente cuando la MOD tiene proporciones altas de C/N y C/P.

Las incubaciones mostraron una disminución en las relaciones COD/NOD y COD/FOD en todos los sitios en ambas temporadas (Tabla 2); esta disminución estuvo relacionada con la composición elemental inicial de la MOD. Las correlaciones de Spearman revelaron que cuanto mayor fueron las relaciones COD/NOD y COD/FOD en las condiciones iniciales, mayor fue la disminución. Otros estudios observaron un aumento en las proporciones COD/NOD y COD/FOD durante las incubaciones en agua de río (Islam et al. 2019) o el tiempo de residencia de agua alta (They et al. 2017; Voss et al. 2021) cuando los microbios mineralizaron N y P para obtener nutrientes inorgánicos limitados de la reserva orgánica disuelta. Por el contrario, algunos estudios informaron disminuciones en las relaciones COD/NOD y COD/FOD de los recursos después de

cultivos o incubaciones en oscuridad debido a una mayor respiración microbiana (Franklin et al. 2011; Takaki et al. 2022). En este estudio, el patrón de disminución en las relaciones COD/NOD y COD/FOD ocurrió simultáneamente con la correlación entre la tasa de mineralización de C y la relación COD/NOD. Por lo tanto, los microbios deben haber consumido una gran cantidad de COD y mineralizado preferentemente C sobre N y P de acuerdo con la relación CUE. Si la composición microbiana intracelular tuvo una alta proporción de N y P durante las incubaciones, en ese caso, el procesamiento preferencial de C de nuestro estudio indica que los microorganismos enfrentaron principalmente el excedente de C para resolver la limitación de N y P. Por lo tanto, nuestros resultados muestran que el desequilibrio de C con respecto a N y P dentro de la MOD representó la mayor variación en el procesamiento de C por los microbios planctónicos en el río Usumacinta.

Diferencias de la mineralización microbiana del C entre sitios

Nuestros resultados mostraron diferencias en las concentraciones de COD, NOD y FOD entre los sitios en la condición inicial del experimento (Tabla 2), especialmente en la temporada de secas, lo que refleja cambios en la composición y cantidad de MOD en la columna de agua a medida que la altitud y el paisaje cambian entre las cuencas media y baja. Las relaciones altas COD/NOD y COD/FOD en Lacantún (cuenca media) antes de la incubación sugieren que la selva tropical suministra cantidades considerables de MO al río. La vegetación y los suelos de los bosques generalmente exportan MOD rica en C a los ríos debido a la gran proporción de C en los tejidos vegetales terrestres (Stelzer et al. 2003). Por ejemplo, Elser et al. (2000) informaron que los autótrofos terrestres tenían una relación C/N tres veces mayor que los autótrofos acuáticos (36 y 10, respectivamente). Después de la biodegradación del suelo, esta materia orgánica también produce MOD en los ríos (Feller 2009; Yates et al. 2019). Los bosques también aportan poco N y P a los ríos debido a la alta retención de N y P dentro de la biota (Feller 2009) y una mayor tasa de pérdida de N gaseoso que de lixiviación (p. ej., durante la desnitrificación; Fang et al. 2015). Las evidencias de la influencia terrestre se mantuvieron hasta el inicio de la cuenca baja del río Usumacinta, ya que la proporción de C en la MOD en Balancán también fue alta. A diferencia de la cuenca media boscosa del río Usumacinta, la agricultura, la ganadería y el desarrollo urbano en la cuenca baja liberan cantidades considerables de N y P disueltos en el río (Soares and García 2017), como se informa comúnmente de otras cuencas fluviales (Seitzinger et al. 2002; Voss et al. 2021).

Los resultados destacan las diferencias en el procesamiento de MOD entre los diferentes sitios en la temporada de secas, que corresponden con las diferencias estequiométricas en la MOD disponible. El consumo del COD alto en Lacantún y Balancán con proporciones elementales altas en C implican que los microbios usaron una cantidad significativa de C cuando la MOD procedía de fuentes terrestres (Figura 3 y Figura 6). Este patrón es consistente con observaciones anteriores en donde el consumo microbiano de COD aumenta en los arroyos templados boscosos y de cabecera (Berggren et al. 2010; Takaki et al. 2022), especialmente en aguas ricas en C (Brailsford et al. 2019). A pesar de que las características químicas de la MOD de origen terrestre generalmente se han considerado recalcitrantes (p. ej., proporciones altas de COD/NOD y COD/FOD que denotan un mayor contenido de moléculas aromáticas y de alto peso; Yates et al. 2019), la evidencia reciente muestra que partes de esta MOD puede ser lábil al metabolismo bacteriano dependiendo de las fuentes en el paisaje. Los bosques pueden exportar compuestos orgánicos de bajo peso molecular, como ácidos carboxílicos (Brailsford et al. 2019), aminoácidos y carbohidratos, que quedan en los suelos después de una biodegradación parcial y favorecen el consumo acuático microbiano de la MOD (Berggren et al. 2010; Bhattacharya and Osburn 2020). El hecho de que los microbios asignen C de esta MOD a la biomasa o a la respiración podría estar determinado por otras características en la composición de la MOD consumida.

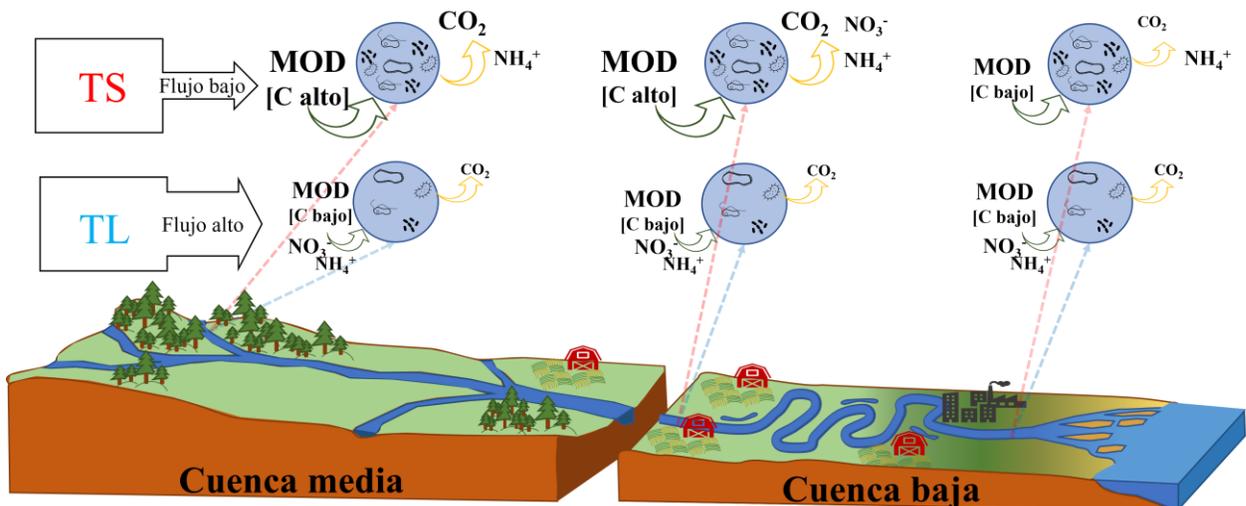


Figura 6 Vínculos de la cantidad y composición elemental de la MOD y la mineralización potencial microbiana a lo largo de un sistema fluvial tropical entre dos temporadas hidrológicas contrastantes. En la temporada seca, la selva tropical exporta abundante MOD con altas relaciones C/N y C/P, lo que aumenta la absorción del COD y la mineralización de C en el río hasta la sección

inicial de la cuenca baja. Una menor cantidad de MOD con bajas relaciones C/N y C/P cerca de la desembocadura del río disminuye el consumo del COD a una tasa mineralización de C baja. Por el contrario, el flujo de agua alto en la temporada de lluvias elimina la comunidad microbiana de la columna de agua, lo que disminuye la actividad microbiana.

El potencial de mineralización de C alto en Lacantún y Balancán en la temporada de secas sugiere que los microbios respondieron a la abundancia de la MOD con C excedente al consumir y mineralizar una parte significativa del COD proveniente de las cuencas boscosas (Figura 3 y Figura 6). La estrategia metabólica de los microorganismos puede cambiar según la composición elemental de la MOD. Otros estudios en ríos tropicales han encontrado una respiración heterótrofa acuática alta impulsada por entradas de la MOD de ambientes terrestres, como las tasas de respiración altas en arroyos de elevación media en regiones boscosas del río Mara, Kenia, durante la temporada de secas (Maseke et al. 2017). De hecho, los microbios planctónicos pueden aumentar su catabolismo durante períodos con altos aportes de COD terrestre de las selvas tropicales (Farjalla et al. 2006). Las tasas de respiración en la columna de agua del río Amazonas, por ejemplo, aumentan durante la temporada de secas, ya que los microbios no pueden utilizar de manera eficiente compuestos como la lignina y otras macromoléculas derivadas de la selva tropical (Ward et al. 2013). El COD que llega de las cuencas boscosas también puede ser un depósito sustancial de C que estimula la respiración microbiana en las aguas receptoras de las tierras bajas (Asmala et al. 2013), lo que concuerda con la alta mineralización registrada en Balancán. Además de las altas proporciones de C a N y de C a P, las concentraciones bajas de nutrientes inorgánicos coincidieron con las elevadas tasas de mineralización de C en Lacantún y Balancán, lo que sugiere que es más costoso para los microbios retener el C dentro de la biomasa bajo limitaciones de N y P que utilizarlo para funciones metabólicas esenciales bajo una disponibilidad excesiva de C. Por lo tanto, los microbios mineralizan rápidamente el COD al aumentar las tasas de respiración cuando las abundantes entradas de la MOD terrestre de la cuenca media del río Usumacinta ingresan a la columna de agua.

Comparativamente, la concentración similar de COD entre los sitios en la temporada de lluvias refleja el efecto del alto flujo de agua y la movilización rápida de la MOD a lo largo del río Usumacinta hacia el mar. Los valores similares de ΔCOD , ΔNO_3^- , ΔNH_4^+ y la mineralización potencial de C entre los sitios en la temporada de lluvias sugieren que las condiciones de alto flujo de agua a lo largo del río homogeneizaron la actividad de los microbios en las muestras.

Cambios en la mineralización microbiana del C entre temporadas

Los cambios en las variables de la fracción particulada entre las temporadas de secas y lluvias evidenciaron diferentes aportes estacionales de la MOP en el río Usumacinta. Los SST bajos y el %OC alto (9.2–11.1 %) antes de la incubación reflejaron un aumento de la MOP de origen autóctono en la temporada de secas. Este aumento es consistente con reportes de crecimiento de fotoautótrofos estimulado por una disminución en la turbidez y el aumento del tiempo de residencia de nutrientes en la columna de agua durante la disminución del caudal de agua en el río Usumacinta (p. ej., aumento de fitoplancton; Castillo 2020; Cuevas-Lara et al. 2021). Esta dinámica estacional del río Usumacinta es similar a la de otros ríos tropicales de África e India, donde el contenido de CO en los sedimentos suspendidos aumenta durante los períodos de flujo bajo oscilando entre 5 y 26 % (Bouillon et al. 2012; Kiran et al. 2021) . Después de la incubación, la correlación positiva de %OC con COD, NOD y FOD indica que la MOP de origen autóctono produjo parte de la MOD en la temporada de secas.

Por el contrario, la baja concentración de COD en la temporada de lluvias podría representar el efecto de dilución en la cuenca, ya que la descarga de agua regula en gran medida el flujo y transporte de COD en las temporadas de lluvias del río Usumacinta (Soria-Reinoso et al. 2022). Este efecto de dilución se ha revelado en las relaciones inversas entre la concentración de COD y la descarga encontradas en sistemas acuáticos templados y subtropicales (Anderson and Stedmon 2007; Lynch et al. 2019; Liu et al. 2021; Ni and Li 2022). Los SST más altos y los %OC más bajos (2–3.6 %) en la temporada de lluvias sugieren que la MOP de origen alóctono ingresa al río Usumacinta cuando el río tiene un flujo de agua elevado y una turbidez alta; estas condiciones disminuyen la producción primaria y la materia orgánica de origen autóctono.

Aunque la composición elemental explicó la variación espacial de la mineralización de C al evidenciar los cambios de las fuentes de la MOD, nuestros resultados también mostraron que la cantidad de MOD disponible para los microorganismos afecta la variación estacional de la mineralización de C. La disminución en la concentración de COD hacia la temporada de lluvias implica menos sustrato para metabolizar, lo que restringe la actividad microbiana y las tasas de mineralización de C. De manera similar, Lynch et al. (2019) encontraron una disminución en la respiración de las comunidades microbianas con la disminución de la productividad autóctona y

concentración de COD durante períodos de alto flujo de agua, y viceversa. Además, el aumento del flujo de agua en la temporada de lluvias del río Usumacinta pudo eliminar el microbiota del río, disminuyendo la cantidad de microbios en las muestras. La reducción del tiempo de residencia en los grandes ríos tropicales disminuye la degradación microbiana de la MOD (Lambert et al. 2016) porque el aumento en la velocidad de la corriente disminuye la biodisponibilidad de la MOD y desplaza a las comunidades planctónicas (Battin et al. 2008; Wiegner et al. 2009). Por lo tanto, con una menor concentración de la MOD y abundancia microbiana, las incubaciones de la temporada de lluvias procesaron menos COD y NOD.

El aumento de la disponibilidad de la MOD en la temporada de secas explicó las diferencias en el procesamiento microbiano que se muestran en el segundo PCA (Figura 4). Los microbios consumieron más COD en la temporada de secas que en la lluviosa, lo que indica que el amplio suministro de MOD de origen autóctono provocó una mayor retención microbiana de COD. Los microbios consumen rápidamente la MOD de los lixiviados de los fotoautótrofos o después de la escisión enzimática, ya que estos compuestos, como los carbohidratos y los ácidos carboxílicos, favorecen la asimilación de C para el crecimiento, y las altas concentraciones de N y P en los fotoautótrofos aumentan la degradación microbiana (Stelzer et al. 2003; Wiegner et al. 2009). Las observaciones anteriores en sistemas acuáticos tropicales con una marcada estacionalidad hidrológica también muestran un consumo de COD mayor en la temporada de secas o durante los períodos de producción del fitoplancton (Farjalla et al. 2006; Brailsford et al. 2019). Además, la alta disponibilidad de la MOD con la baja disponibilidad de nutrientes antes de la incubación provocó también la mineralización microbiana del N en la temporada de secas. La amonificación generalmente aumenta a medida que aumenta la disponibilidad de C, excepto cuando la nitrificación permanece estable. Este proceso concuerda con los valores delta positivos de NO_3^- y NH_4^+ en la temporada de secas cuando Lacantún y Centla tuvieron mayor ΔNH_4^+ pero menor ΔNO_3^- , mientras que Balancán mostró el efecto contrario debido a una mayor nitrificación con una concentración de COD menor. Otros estudios indican que las bacterias nitrificantes aumentan su actividad cuando las bacterias heterótrofas están limitadas en C (Montaño et al. 2007; Montaño and Sánchez-Yañez 2014). Estos resultados sugieren que la nitrificación es el proceso dominante de transformación de N en el sitio de la cuenca baja durante la temporada seca.

Conclusiones

Los resultados evidenciaron que la pérdida de C a través de la mineralización aumentó cuando hubo una mayor relación COD/NOD en la MOD. Después de las incubaciones, los microbios, a su vez, disminuyeron las relaciones COD/NOD y COD/FOD al liberar CO₂. Al comparar las cuencas media y baja del río Usumacinta, las diferencias en la composición elemental de la MOD fueron el principal impulsor de la mineralización potencial de C por parte de los microbios planctónicos debido a la exportación de la MOD de las selvas tropicales en la cuenca media (con una proporción de C alta) y la producción autóctona en los sitios rodeados de tierras agrícolas en la cuenca baja (con una proporción de C baja). Este patrón solo apareció en la temporada de secas cuando las diferencias espaciales en la disponibilidad de la MOD ocurrieron bajo un flujo de agua menor. En la temporada de secas, la fracción particulada de las muestras (SST y %OC) evidenció una mayor disponibilidad de fuentes de origen autóctono, lo cual correspondió con un mayor consumo de COD y producción de NO₃⁻ y NH₄⁺ durante las incubaciones. A diferencia de lo anterior, el flujo de agua alto en la temporada de lluvias disminuyó la disponibilidad de la MOD en las muestras, reduciendo la mineralización de C y su variación entre los sitios. Así, la MOD de origen autóctono parece estar más relacionada con la inmovilización de C en la biomasa durante el metabolismo microbiano que con la mineralización de C. De acuerdo con diferencias en la mineralización potencial de C, la concentración y consumo del COD y las relaciones C/N/P en la MOD, el presente estudio demuestra que el régimen hidrológico y los cambios longitudinales en la topografía de la cuenca y la cobertura terrestre influyen directamente en las características de la MOD (p. ej., variación entre aportes alóctonos —cuenca media— y autóctonos —cuenca baja—) e indirectamente en el metabolismo de los microbios planctónicos heterótrofos del río Usumacinta tropical.

Referencias

- Andersen, T. R., D. O. Hessen, J. J. Elser, and J. Urabe. 2005. Metabolic stoichiometry and the fate of excess carbon and nutrients in consumers. *American Naturalist* 165: 1–15. doi:10.1086/426598
- Anderson, N. J., and C. A. Stedmon. 2007. The effect of evapoconcentration on dissolved organic carbon concentration and quality in lakes of SW Greenland. *Freshw Biol* 52: 280–289. doi:10.1111/J.1365-2427.2006.01688.X
- APHA. 2017. 2540 Solids, In *Standard Methods For the Examination of Water and Wastewater*. American Public Health Association.

- Asmala, E., R. Autio, H. Kaartokallio, L. Pitkänen, C. A. Stedmon, and D. N. Thomas. 2013. Bioavailability of riverine dissolved organic matter in three Baltic Sea estuaries and the effect of catchment land use. *Biogeosciences* 10: 6969–6986. doi:10.5194/bg-10-6969-2013
- Battin, T. J., L. A. Kaplan, S. Findlay, C. S. Hopkinson, E. Marti, A. I. Packman, J. D. Newbold, and F. Sabater. 2008. Biophysical controls on organic carbon fluxes in fluvial networks. *Nat Geosci* 1: 95–100. doi:10.1038/ngeo101
- Battin, T. J., S. Luyssaert, L. A. Kaplan, A. K. Aufdenkampe, A. Richter, and L. J. Tranvik. 2009. The boundless carbon cycle. *Nat Geosci* 2: 598–600. doi:10.1038/ngeo618
- Berggren, M., H. Laudon, M. Haei, L. Ström, and M. Jansson. 2010. Efficient aquatic bacterial metabolism of dissolved low-molecular-weight compounds from terrestrial sources. *ISME J* 4: 408–16. doi:10.1038/ismej.2009.120
- Berggren, M., H. Laudon, and M. Jansson. 2007. Landscape regulation of bacterial growth efficiency in boreal freshwaters. *Global Biogeochem Cycles* 21: 1–9. doi:10.1029/2006GB002844
- Bhattacharya, R., and C. L. Osburn. 2020. Spatial patterns in dissolved organic matter composition controlled by watershed characteristics in a coastal river network: The Neuse River Basin, USA. *Water Res* 169: 115248. doi:10.1016/J.WATRES.2019.115248
- Bouchez, J., V. Galy, R. G. Hilton, J. Gaillardet, P. Moreira-Turcq, M. A. Pérez, C. France-Lanord, and L. Maurice. 2014. Source, transport and fluxes of Amazon River particulate organic carbon: Insights from river sediment depth-profiles. *Geochim Cosmochim Acta* 133: 280–298. doi:10.1016/j.gca.2014.02.032
- Bouillon, S., A. Yambélé, R. G. M. Spencer, D. P. Gillikin, P. J. Hernes, J. Six, R. Merckx, and A. V. Borges. 2012. Organic matter sources, fluxes and greenhouse gas exchange in the Oubangui River (Congo River basin). *Biogeosciences* 9: 2045–2062. doi:10.5194/bg-9-2045-2012
- Brailsford, F. L., H. C. Glanville, P. N. Golyshin, P. J. Johnes, C. A. Yates, and D. L. Jones. 2019. Microbial uptake kinetics of dissolved organic carbon (DOC) compound groups from river water and sediments. *Sci Rep* 9: 11229. doi:10.1038/s41598-019-47749-6
- Buchhorn, M., B. Smets, L. Bertels, B. de Roo, M. Lesiv, N.-E. Tsendbazar, M. Herold, and S. Fritz. 2020. Copernicus Global Land Service: Land Cover 100m: collection 3: epoch 2018: Globe. doi:10.5281/ZENODO.3518038
- Castillo, M. M. 2020. Suspended sediment, nutrients, and chlorophyll in tropical floodplain lakes with different patterns of hydrological connectivity. *Limnologia* 82: 125767. doi:10.1016/j.limno.2020.125767
- CCGSS. 2017. Servicios de Información Geoespacial Plataforma GeoWeb IDEGeo. Metadatos de: Límite Cuenca Hidrográfica Usumacinta Méx-Gt, CCGSS, 2017.
- Cole, J., S. Findlay, and M. Pace. 1988. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview. *Mar Ecol Prog Ser* 43: 1–10. doi:10.3354/meps043001
- Cuevas-Lara, D., J. Alcocer, D. Cortés-Guzmán, I. F. Soria-Reinoso, F. García-Oliva, S. Sánchez-Carrillo, and L. A. Oseguera. 2021. Particulate Organic Carbon in the Tropical Usumacinta River, Southeast Mexico: Concentration, Flux, and Sources. *Water (Basel)* 13: 1561. doi:10.3390/w13111561
- Demars, B. O. L., N. Friberg, and B. Thornton. 2020. Pulse of dissolved organic matter alters reciprocal carbon subsidies between autotrophs and bacteria in stream food webs. *Ecol Monogr* 90: 1–20. doi:10.1002/ecm.1399

- Elser, J. J., W. F. Fagan, R. F. Denno, and others. 2000. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature* 408: 578–580. doi:10.1038/35046058
- Enríquez, S., C. M. Duarte, and K. Sand-Jensen. 1993. Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms: the importance of detritus C:N:P content. *Oecologia* 94: 457–471. doi:10.1007/BF00566960
- Fang, Y., K. Koba, A. Makabe, and others. 2015. Microbial denitrification dominates nitrate losses from forest ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112: 1470–1474. doi:10.1073/pnas.1416776112
- Farjalla, V. F., D. A. Azevedo, F. A. Esteves, R. L. Bozelli, F. Roland, and A. Enrich-Prast. 2006. Influence of Hydrological Pulse on Bacterial Growth and DOC Uptake in a Clear-Water Amazonian Lake. *Microb Ecol* 52: 334–344. doi:10.1007/s00248-006-9021-4
- Feller, M. C. 2009. Deforestation and Nutrient Loading to Fresh Waters, p. 29–44. In G.E. Likens [ed.], *Encyclopedia of Inland Waters*. Elsevier.
- Franklin, O., E. K. Hall, C. Kaiser, T. J. Battin, and A. Richter. 2011. Optimization of biomass composition explains microbial growth-stoichiometry relationships. *American Naturalist* 177. doi:10.1086/657684
- Gardner, J. R., and M. W. Doyle. 2018. Sediment–Water Surface Area Along Rivers: Water Column Versus Benthic. *Ecosystems* 21: 1505–1520. doi:10.1007/s10021-018-0236-2
- del Giorgio, P. A., and J. J. Cole. 1998. BACTERIAL GROWTH EFFICIENCY IN NATURAL AQUATIC SYSTEMS. *Annu Rev Ecol Syst* 29: 503–541. doi:10.1146/annurev.ecolsys.29.1.503
- Hadwen, W. L., C. S. Fellows, D. P. Westhorpe, and others. 2010. Longitudinal trends in river functioning: Patterns of nutrient and carbon processing in three Australian rivers. *River Res Appl* 26: 1129–1152. doi:10.1002/rra.1321
- Hessen, D. O., and T. R. Anderson. 2008. Excess carbon in aquatic organisms and ecosystems: Physiological, ecological, and evolutionary implications. *Limnol Oceanogr* 53: 1685–1696. doi:10.4319/lo.2008.53.4.1685
- Hopkins, D. 2007. Carbon Mineralization, In M.R. Carter and E.G. Gregorich [eds.], *Soil Sampling and Methods of Analysis*, Second Edition. CRC Press.
- Huffman, E. W. D. 1977. Performance of a new automatic carbon dioxide coulometer. *Microchemical Journal* 22: 567–573. doi:10.1016/0026-265X(77)90128-X
- Ilin, A., and T. Raiko. 2010. Practical Approaches to Principal Component Analysis in the Presence of Missing Values. *Journal of Machine Learning Research* 11: 1957–2000.
- INEGI. 2021. Mapas- Edafología. Conjunto de Datos Vectorial Edafológico 2002-2006.
- Islam, M. J., C. Jang, J. Eum, S.-M. Jung, M.-S. Shin, Y. Lee, Y. Choi, and B. Kim. 2019. C:N:P stoichiometry of particulate and dissolved organic matter in river waters and changes during decomposition. *J Ecol Environ* 43: 4. doi:10.1186/s41610-018-0101-4
- Kiran, S., K. Reddy, H. Gupta, U. Badimela, D. V. Reddy, R. M. Kurakalva, and D. Kumar. 2021. Export of particulate organic carbon by the mountainous tropical rivers of Western Ghats, India: Variations and controls. *Science of the Total Environment* 751: 142115. doi:10.1016/j.scitotenv.2020.142115

- Lambert, T., C. R. Teodoru, F. C. Nyoni, S. Bouillon, F. Darchambeau, P. Massicotte, and A. V Borges. 2016. Along-stream transport and transformation of dissolved organic matter in a large tropical river. *Biogeosciences* 13: 2727–2741. doi:10.5194/bg-13-2727-2016
- Lewis, W. M. 2008. Physical and Chemical Features of Tropical Flowing Waters, p. 1–21. In D. Dudgeon [ed.], *Tropical Stream Ecology*. Elsevier.
- Lynch, L. M., N. A. Sutfin, T. S. Feghel, C. M. Boot, T. P. Covino, and M. D. Wallenstein. 2019. River channel connectivity shifts metabolite composition and dissolved organic matter chemistry. *Nat Commun* 10: 459. doi:10.1038/s41467-019-08406-8
- Maranger, R., S. E. Jones, and J. B. Cotner. 2018. Stoichiometry of carbon, nitrogen, and phosphorus through the freshwater pipe. *Limnol Oceanogr Lett* 3: 89–101. doi:10.1002/lol2.10080
- Marshall, J. S. 2007. The Geomorphology and Physiographic Provinces of Central America, p. 1–51. In Jochen. Bundschuh and G.E. Alvarado Induni [eds.], *Central America : geology, resources and hazards*. Taylor & Francis.
- Masele, F. O., J. S. Salcedo-Borda, G. M. Gettel, K. Irvine, and M. E. McClain. 2017. Influence of catchment land use and seasonality on dissolved organic matter composition and ecosystem metabolism in headwater streams of a Kenyan river. *Biogeochemistry* 132: 1–22. doi:10.1007/s10533-016-0269-6
- Meybeck, M. 1993. Riverine transport of atmospheric carbon: Sources, global typology and budget. *Water Air Soil Pollut* 70: 443–463. doi:10.1007/BF01105015
- Mineau, M. M., W. M. Wollheim, I. Buffam, and others. 2016. Dissolved organic carbon uptake in streams: A review and assessment of reach-scale measurements. *J Geophys Res Biogeosci* 121: 2019–2029. doi:10.1002/2015JG003204
- Montaño, N. M., F. García-Oliva, and V. J. Jaramillo. 2007. Dissolved organic carbon affects soil microbial activity and nitrogen dynamics in a Mexican tropical deciduous forest. *Plant Soil* 295: 265–277. doi:10.1007/S11104-007-9281-X/FIGURES/4
- Montaño, N. M., and J. M. Sánchez-Yañez. 2014. Nitrificación en suelos tropicales, asunto de competencia microbiana: un modelo basado en la teoría de Lotka-Volterra. *Ecosistemas* 23: 98–104. doi:10.7818/ECOS.2014.23-3.13
- Mulvaney, R. L. 1996. Nitrogen-Inorganic Forms, p. 1123–1184. In D. Sparks, A. Page, P. Helmke, R. Loeppert, P.N. Soltanpour, M.A. Tabatabai, C.T. Johnston, and M.E. Sumner [eds.], *Methods of Soil Analysis*. SENSEPublishers.
- Murphy, J., and J. P. Riley. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal Chim Acta* 27: 31–36. doi:10.1016/S0003-2670(00)88444-5
- Oseguera, L. A., J. Alcocer, D. Cuevas, and D. Cortés Guzmán. 2018. Suspended sediments content along the Usumacinta River, the Mexican tropics. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental* 6863: 193–198.
- Raymond, P. A., and R. G. M. Spencer. 2015. Riverine DOM, p. 509–533. In *Biogeochemistry of Marine Dissolved Organic Matter: Second Edition*. Elsevier Inc.
- Seitzinger, S. P., R. W. Sanders, and R. Styles. 2002. Bioavailability of DON from natural and anthropogenic sources to estuarine plankton. *Limnol Oceanogr* 47: 353–366. doi:10.4319/LO.2002.47.2.0353

- SEMARNAT, and CONANP. 2017. *Áreas Naturales Protegidas Federales de México. Catálogo de metadatos geográficos. Edición 2017.*
- Sinsabaugh, R. L., M. M. Carreiro, and D. A. Repert. 2002. Allocation of extracellular enzymatic activity in relation to litter composition, N deposition, and mass loss. *Biogeochemistry* 60: 1–24. doi:10.1023/A:1016541114786
- Sinsabaugh, R. L., B. H. Hill, and J. J. Follstad Shah. 2009. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment. *Nature* 2009 462:7274 462: 795–798. doi:10.1038/nature08632
- Sinsabaugh, R. L., and J. J. F. Shah. 2012. Ecoenzymatic Stoichiometry and Ecological Theory. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-071112-124414> 43: 313–343. doi:10.1146/ANNUREV-ECOLSYS-071112-124414
- Sinsabaugh, R. L., B. L. Turner, J. M. Talbot, B. G. Waring, J. S. Powers, C. R. Kuske, D. L. Moorhead, and J. J. F. Shah. 2016. Stoichiometry of microbial carbon use efficiency in soils. *Ecol Monogr* 86: 172–189. doi:10.1890/15-2110.1
- Soares, A. R. A., A.-K. Bergström, R. A. Sponseller, J. M. Moberg, R. Giesler, E. S. Kritzberg, M. Jansson, and M. Berggren. 2017. New insights on resource stoichiometry: assessing availability of carbon, nitrogen, and phosphorus to bacterioplankton. *Biogeosciences* 14: 1527–1539. doi:10.5194/bg-14-1527-2017
- Soares, A. R. A., E. S. Kritzberg, I. Custelcean, and M. Berggren. 2018. Bacterioplankton Responses to Increased Organic Carbon and Nutrient Loading in a Boreal Estuary—Separate and Interactive Effects on Growth and Respiration. *Microb Ecol* 76: 144–155. doi:10.1007/s00248-017-1115-7
- Soares, A. R. A., J.-F. Lapierre, B. P. Selvam, G. Lindström, and M. Berggren. 2019. Controls on Dissolved Organic Carbon Bioreactivity in River Systems. *Sci Rep* 9: 14897. doi:10.1038/s41598-019-50552-y
- Soares, D., and A. García. 2017. *La cuenca del río Usumacinta desde la perspectiva del cambio climático*, Instituto Mexicano de Tecnología del Agua.
- Soria-Reinoso, I., J. Alcocer, S. Sánchez-Carrillo, F. García-Oliva, D. Cuevas-Lara, D. Cortés-Guzmán, and L. A. Oseguera. 2022. The Seasonal Dynamics of Organic and Inorganic Carbon along the Tropical Usumacinta River Basin (Mexico). *Water (Switzerland)* 14. doi:10.3390/w14172703
- Stelzer, R. S., J. Heffernan, and G. E. Likens. 2003. The influence of dissolved nutrients and particulate organic matter quality on microbial respiration and biomass in a forest stream. *Freshw Biol* 48: 1925–1937. doi:10.1046/j.1365-2427.2003.01141.x
- Sterner, R. W. 2009. Nutrient Stoichiometry in Aquatic Ecosystems, p. 820–831. In G.E. Likens [ed.], *Encyclopedia of Inland Waters*. Elsevier.
- Sterner, R. W., and J. J. Elser. 2002. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere: Robert W. Sterner, James J. Elser, Peter Vitousek, R.W. Sterner and J.J. Elser [eds.]*. Princeton University Press.
- Suberkropp, K., V. Gulis, A. D. Rosemond, and J. P. Benstead. 2010. Ecosystem and physiological scales of microbial responses to nutrients in a detritus-based stream: Results of a 5-year continuous enrichment. *Limnol Oceanogr* 55: 149–160. doi:10.4319/lo.2010.55.1.0149
- Takaki, Y., K. Hattori, and Y. Yamashita. 2022. Factors Controlling the Spatial Distribution of Dissolved Organic Matter With Changes in the C/N Ratio From the Upper to Lower Reaches of the Ishikari River, Japan. *Front Earth Sci (Lausanne)* 10. doi:10.3389/feart.2022.826907

- Tanaka, Y., E. Minggat, and W. Roseli. 2021. The impact of tropical land-use change on downstream riverine and estuarine water properties and biogeochemical cycles: a review. *Ecol Process* 10: 40. doi:10.1186/s13717-021-00315-3
- They, N. H., A. M. Amado, and J. B. Cotner. 2017. Redfield Ratios in Inland Waters: Higher Biological Control of C:N:P Ratios in Tropical Semi-arid High Water Residence Time Lakes. *Front Microbiol* 0: 1505. doi:10.3389/FMICB.2017.01505
- Tranvik, L. J., J. J. Cole, and Y. T. Prairie. 2018. The study of carbon in inland waters-from isolated ecosystems to players in the global carbon cycle. *Limnol Oceanogr Lett* 3: 41–48. doi:10.1002/lo2.10068
- Voss, M., E. Asmala, I. Bartl, and others. 2021. Origin and fate of dissolved organic matter in four shallow Baltic Sea estuaries. *Biogeochemistry* 154: 385–403. doi:10.1007/s10533-020-00703-5
- Ward, N. D., R. G. Keil, P. M. Medeiros, and others. 2013. Degradation of terrestrially derived macromolecules in the Amazon River. *Nature Geoscience* 2013 6:7 6: 530–533. doi:10.1038/ngeo1817
- Ward, N. D., A. V. Krusche, H. O. Sawakuchi, and others. 2015. The compositional evolution of dissolved and particulate organic matter along the lower Amazon River-Óbidos to the ocean. *Mar Chem* 177: 244–256. doi:10.1016/j.marchem.2015.06.013
- Weigelhofer, G., T. Hein, and E. Bondar-Kunze. 2018. Phosphorus and Nitrogen Dynamics in Riverine Systems: Human Impacts and Management Options, p. 187–202. In J. Sendzimir and S. Schmutz [eds.], *Riverine Ecosystem Management. Science for Governing Towards a Sustainable Future*. Springer Open.
- Wiegner, T. N., R. L. Tubal, and R. A. MacKenzie. 2009. Bioavailability and export of dissolved organic matter from a tropical river during base- And stormflow conditions. *Limnol Oceanogr* 54: 1233–1242. doi:10.4319/lo.2009.54.4.1233
- Yates, C. A., P. J. Johnes, A. T. Owen, and others. 2019. Variation in dissolved organic matter (DOM) stoichiometry in U.K. freshwaters: Assessing the influence of land cover and soil C:N ratio on DOM composition. *Limnol. Oceanogr* 64: 2328–2340. doi:10.1002/lno.11186

Material suplementario

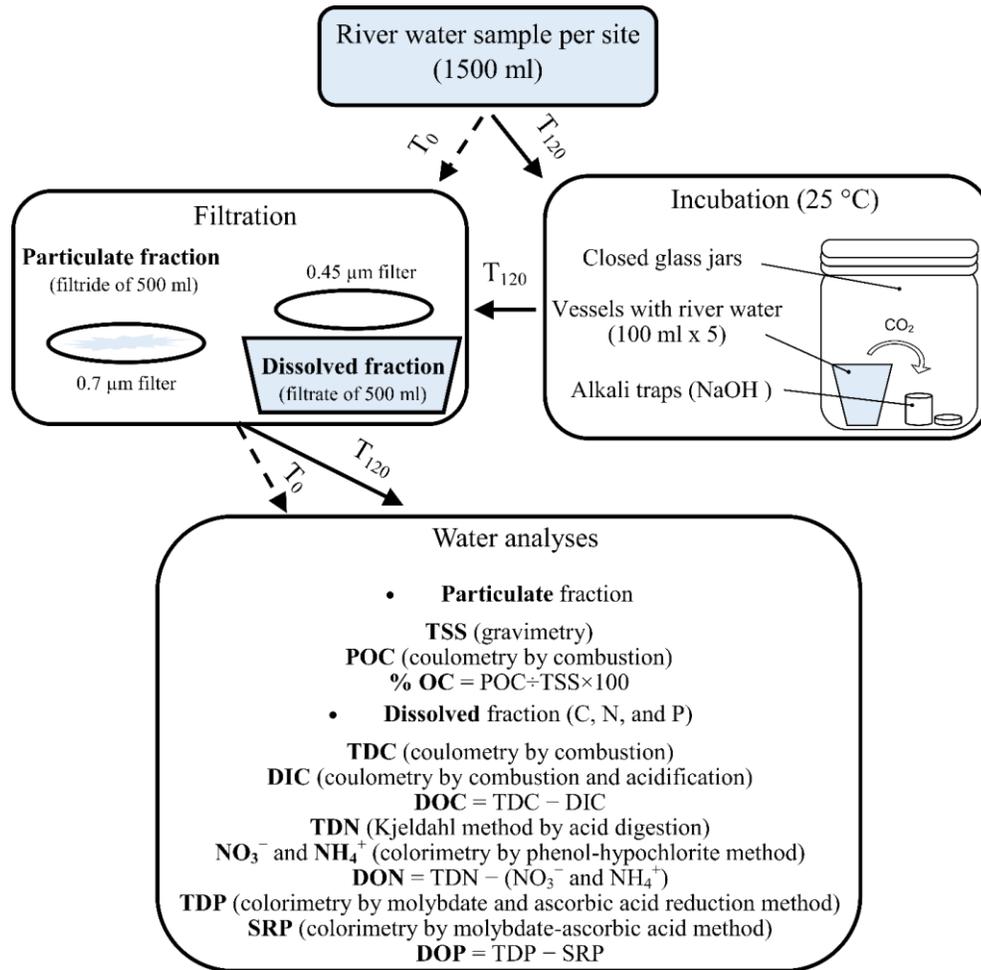


Figura S 1 Arreglo experimental utilizado en cada temporada (seca y lluviosa) y en cada sitio (Lacantún, Balancán y Centla) para determinar el potencial de mineralización de C y transformación de N por microbios del río Usumacinta. Se utilizó un lote de muestras de agua de río sin filtrar para determinar las condiciones iniciales (flecha punteada; denominada T_0 en el texto principal). La muestra restante se utilizó para realizar el experimento de incubación y determinar las condiciones finales (flecha recta; denominada T_{120} en el texto principal).

Tabla S 1 Coeficiente de correlación de Pearson y valores p entre las fracciones disueltas y particuladas en las condiciones iniciales de las incubaciones (T₀).

Variables	Coeficiente de correlación (r)/valor p									
	TSS	COP	%OC	CID	COD	NO ₃ ⁻	NH ₄ ⁺	NOD	FRS	FOD
COP	0.53/0.28									
%OC	-0.78/0.07	0.07/0.90								
CID	0.10/0.85	0.46/0.35	-0.01/0.98							
COD	-0.80/0.06	0.00/0.99	0.97/0.00	-0.05/0.93						
NO ₃ ⁻	0.10/0.87	-0.33/0.59	-0.47/0.42	0.15/0.81	-0.41/0.49					
NH ₄ ⁺	0.81/0.09	0.49/0.41	-0.97/0.01	0.67/0.22	-0.91/0.03	0.61/0.39				
NOD	-0.01/0.99	0.06/0.91	0.07/0.89	0.08/0.88	-0.13/0.81	-0.63/0.26	-0.30/0.63			
FRS	0.21/0.69	-0.28/0.59	-0.60/0.21	0.29/0.57	-0.51/0.30	0.95/0.01	0.71/0.18	-0.51/0.31		
FOD	-0.47/0.43	-0.42/0.48	0.25/0.68	0.04/0.95	0.06/0.92	-0.51/0.49	-0.52/0.48	0.80/0.10	-0.40/0.50	
COD/NOD	-0.53/0.28	-0.50/0.32	0.34/0.51	-0.53/0.28	0.52/0.29	0.09/0.88	-0.40/0.50	-0.73/0.10	0.07/0.89	-0.33/0.59
COD/FOD	-0.48/0.41	-0.44/0.46	0.43/0.47	-0.61/0.27	0.59/0.29	0.14/0.86	-0.53/0.47	-0.82/0.09	-0.39/0.52	-0.39/0.51
NOD/FOD	0.96/0.01	0.47/0.42	-0.87/0.06	-0.04/0.94	-0.79/0.11	0.22/0.78	0.97/0.03	-0.14/0.82	0.95/0.01	-0.65/0.23

Negritas indican correlaciones significativas. TSS (mg l⁻¹): solidos suspendidos totales; COP (mg l⁻¹): carbono orgánico particulado; %OC (%): porcentaje de carbono orgánico en SST; CID (µg l⁻¹): carbono inorgánico disuelto; COD (µg l⁻¹): carbono orgánico disuelto; NO₃⁻ (µg l⁻¹): nitratos; NH₄⁺ (µg l⁻¹): amonio; NOD (µg l⁻¹): nitrógeno orgánico disuelto; FRS (µg l⁻¹): fosforo reactivo soluble; FOD (µg l⁻¹): fosforo orgánico disuelto.

Capítulo IV: Variación estacional de la presión parcial y evasión de CO₂ a lo largo del Río Usumacinta

Introducción

Una parte considerable del carbono (C) recibido y transportado por las aguas continentales es transformado y emitido hacia la atmósfera antes de desembocar en el océano. A nivel global, datos recientes indican que los ríos, lagos y humedales reciben alrededor de 2.7 Pg C año⁻¹ de los ambientes terrestres, al mismo tiempo que descargan 1.1 Pg C año⁻¹ a los océanos (Li et al. 2017) y emiten 2.1 Pg C año⁻¹ hacia la atmósfera (Raymond et al. 2013). El desbalance entre los flujos se explica por la remoción de C mediante el procesamiento del carbono orgánico disuelto (COD) explica y la emisión de CO₂ (i.e., transporte activo de la materia orgánica; Cole et al. 2007; Drake et al. 2018). Los balances de C desde perspectivas terrestres y atmosféricas usualmente omiten este procesamiento (Battin et al. 2009; Webb et al. 2019), incluso cuando las estimaciones de la evasión de CO₂ han aumentado en los últimos años debido posiblemente a subestimaciones previas en ríos de gran tamaño (Raymond et al. 2013).

Las aguas continentales tienen comúnmente una sobresaturación de CO₂ con respecto a la atmósfera, y los procesos que promueven esta sobresaturación interactúan a través del continuo acuático continente–océano, especialmente en el continuo fluvial. Procesos como la variación hidrológica, intercambio iónico, cambio de uso de suelo, producción primaria y oxidación fotoquímica pueden afectar la cantidad y especiación del carbono inorgánico disuelto (CID) y, por ende, a la presión parcial acuática (pCO₂) y el flujo atmosférico–acuático (F_{CO₂}) de CO₂ (Amiotte Suchet et al. 2003; Bauer and Bianchi 2011; Liu and Raymond 2018). No obstante, investigaciones recientes en los ríos han identificado como los mecanismos conductores y fuentes principales del CO₂ a la meteorización litológica y respiración en el suelo (procesos terrestres), especialmente en ríos de ordenes menores (Tamooh et al. 2013), y a la respiración acuática, especialmente en ríos de ordenes mayores (Hotchkiss et al. 2015; Marx et al. 2017; Campeau et al. 2017).

A pesar de que las investigaciones han identificado la asociación entre las contribuciones terrestres y acuáticas de CO₂ y su evasión desde perspectivas sitio–específicas, seguramente, estudiar la vinculación de estos procesos en diferentes tramos de las redes fluviales mejore la

evaluación del transporte de C. El uso de los tramos de los ríos como unidad hidrográfica ha demostrado ser útil para evaluar el reciclamiento de nutrientes, a medida que los tramos son subdivisiones físicas que representan el hábitat de organismos acuáticos grandes y microscópicos y mantienen condiciones ambientales parecidas (Battin et al. 2008; Bisson et al. 2017), estos factores en conjunto guían el flujo de la materia y la energía. Abordar el balance de masas y cambio en la concentración de biomasa algal, CID, COD y concentración de oxígeno disuelto (OD) en diferentes tramos (p. ej., entre 4 y 200 km) de ríos templados ha permitido evaluar la dinámica de la materia orgánica (MO) y del metabolismo acuático en escalas espaciotemporales amplias (Sellers and Bukaveckas 2003; Casas-Ruiz et al. 2017; DelDuco and Xu 2019; Diamond et al. 2021), bajo los supuesto de homogeneidad espacial, respiración constante del ecosistema acuático y entradas de aguas subterráneas, especialmente en ríos grandes (Demars et al. 2015). En este sentido, la presión parcial y el flujo de CO₂ podría responder a los procesos acuáticos en una escala espacial no puntual (i.e., local).

El impacto del metabolismo heterotrófico sobre la dinámica del CID en los ríos depende de la disponibilidad y oportunidad de reacción del COD. Dado que la materia orgánica disuelta (MOD) es la fuente de energía principal para la actividad de la biota, el cambio estacional del COD transportado puede impactar la respiración en los ríos y la subsecuente la producción de CO₂ (Marescaux et al. 2018). El tiempo de residencia del agua aumenta el procesamiento activo de la MOD (i.e. producción o respiración) y establece un comportamiento metabólicamente activo en los tramos de los ríos (Casas-Ruiz et al. 2017). Aun cuando el aumento del flujo de agua reduce la oportunidad de procesamiento de la MOD (Catalán et al. 2016; Duvert et al. 2018), eventos de intensa precipitación exportan COD desde las cuencas (Meybeck 2005), y por lo tanto suministrando MOD para la biodegradación. Así, la concomitancia entre el tiempo de residencia y la oportunidad de reacción debería contraponerse a la disminución de la cantidad de MOD para la respiración. Esta contraposición podría ser particularmente relevante en las redes fluviales tropicales kársticas debido a que, por un lado, se espera una actividad metabólica y biogeoquímica mayor en comparación con otras latitudes mayores (Syvitski et al. 2014), y, por otro lado, un efecto importante del intercambio iónico en los sistemas kársticos (p. ej. disolución o precipitación de minerales; Stets et al. 2017).

El presente estudio examina la influencia del transporte pasivo y el procesamiento activo del COD (p. ej., respiración o producción) sobre la variación de la concentración e intercambio agua-atmósfera (i.e. flujo) del CO₂ en la principal red fluvial tropical en Norte y Centro América, el río Usumacinta, el cual drena un ambiente kárstico. Se evaluaron los cambios de las concentraciones y las relaciones entre el COD, CID y OD, presión parcial (pCO₂) y el flujo (F_{CO2}) de CO₂ en diferentes tramos de la red fluvial del río Usumacinta considerando cambios hidrológicos estacionales (lluvias vs secas) y espaciales en las cuencas media y baja, esto es, en la porción mexicana de la cuenca. Se anticipa que la concentración del COD se relacionara con la pCO₂ y F_{CO2} y que los deltas de la pCO₂ serán positivos (i.e., producción de CO₂) en los tramos de la red fluvial donde se observe remoción del COD, promoviendo la evasión de CO₂. Estos patrones deben ocurrir principalmente en la temporada de lluvias en comparación con la temporada de secas debido al aumento de la turbidez, velocidad de la corriente y disponibilidad de MOD que favorecen la actividad heterotrófica.

Materiales y Métodos

Área de estudio

La cuenca del río Usumacinta está localizada en el sureste de México y colinda al norte con el Golfo de México, donde tiene su desembocadura, y al sureste con la República de Guatemala. El río Usumacinta cubre un área de ~112,000 km² y una longitud de ~1,100 km, y descarga ~2,678 m³ s⁻¹ (Benke and Cushing 2005; Benke 2009). La cuenca tiene clima cálido húmedo con valores de media anual de temperatura entre 23 y 26 °C y de precipitación entre 1,500 y 2,000 mm (Benke and Cushing 2005; Muñoz-Salinas and Castillo 2015). La precipitación puede alcanzar ≈4,500 mm año⁻¹ en algunas regiones (Muñoz Arriola et al. 2011; González Villela and Montero Martínez 2018). A pesar de que existe una temperatura estable a lo largo del año (Saavedra Guerrero et al. 2015), existe un patrón monomodal de las lluvias y caudal (Carabias et al., 2015). Este patrón define una estacionalidad hidrológica que consiste en: una temporada de lluvias (TL) entre junio y octubre, con incrementos repentinos en las descargas de agua e importantes inundaciones en las tierras bajas (Muñoz-Salinas et al. 2016), y una temporada de secas (TS) entre noviembre y abril (Grotsky and Carton 2003; Muñoz-Salinas and Castillo 2015).

Existe una zona montañosa (cuenca media) y una planicie costera (cuenca baja) en la cuenca. La zona montañosa está compuesta principalmente por rocas sedimentarias de caliza, dolomita y diorita (Morán-Zenteno et al. 1999; Marshall 2007); hay rocas graníticas en las regiones cercanas a depósitos volcánicos. Esta zona presenta abundantes cañones kársticos, pendientes de 3 a 75 % y una elevación media máxima de 2100 m s.n.m. (Saavedra Guerrero et al. 2015). La planicie costera tiene un relieve con pendientes de 0 a 3 % (lomeríos suaves y abundantes depresiones), su principal conformación litológica son rocas sedimentarias carbonatadas, que tuvieron una formación lacustre y aluvial (West et al. 1985; Camprubí 2016).

Debido a la heterogeneidad geomorfológica topográfica e hidrológica la vegetación en la cuenca del río Usumacinta es diversa. Entre las principales ecorregiones de la cuenca se encuentran el bosque subtropical de coníferas y latifoliadas (p. ej. pino-encino) en la cuenca alta (INEGI, 2018), el bosque tropical de selva alta perennifolia y mediana subperennifolia en la cuenca media (de la Maza 2015a) y una zona de selva baja con praderas de pastos, pantanos y humedales en la planicie costera (Hudson et al. 2005). En esta última zona se ubica la Reserva de la Biósfera “Pantanos de Centla” (17,200 km²: ≈20% de la cuenca baja) la cual alberga hidrófitas, herbáceas acuáticas (p. ej., tular y popal) y halófitas (p. ej., manglar; Díaz Gallegos et al. 2010). Cerca del 45 % de la Cuenca del Usumacinta es bosque, no obstante, existen parches de deforestación y agricultura, con prácticas de aplicación de pesticidas y agroquímicos (INEGI, 2018).

Mediciones y colección de muestras *in situ*

Se realizaron dos campañas de muestreo, una en la temporada de lluvias del 2017 (octubre–noviembre) y otra en secas (abril–mayo) del 2018. El muestreo de la red fluvial comprendió 20 sitios considerando los puntos de confluencia con los ríos tributarios y sub-tributarios (corriente que converge en un tributario principal) de las subcuencas principales del río Usumacinta, desde la cuenca media (sitios M1–M10) hasta la cuenca baja (sitios B1–B10). Los sitios se distribuyeron de la siguiente manera: 5 en la subcuenca Lacantún (3 sub-tributarios [M1, M2 y M4] y 2 tributarios [M3 y M5]); 3 en la confluencia entre los tributarios Chixoy y La Pasión (M6–M8); 2 en el río principal del río Usumacinta de la cuenca media (M9–M10); 3 en la confluencia con el tributario San Pedro (B1–B3); 3 en el río distributivo San Pedro–San Pablo (B4, B8 y B9) y 3 en

la confluencia con el río Grijalva (B5, B6 y B7). Los tributarios se muestrearon aproximadamente 2 km antes y después de la confluencia con el río principal.

En cada sitio de muestreo, se ubicaron tres puntos equidistantes a lo largo del transecto de cada estación (i.e., al centro y a 1/3 del ancho del río en cada orilla), excepto en los sub-tributarios, en donde se ubicó un solo punto al centro del río. En cada punto se midieron las variables fisicoquímicas, la velocidad de la corriente (m s^{-1}) y se tomaron muestras de agua. Mediante una sonda multiparamétrica Hydrolab modelo DS5, se determinaron los perfiles de temperatura, turbidez, pH, potencial redox, oxígeno disuelto y conductividad eléctrica (estandarizada a 25 °C, K_{25}). La velocidad de la corriente (w) se midió por triplicado con un correntómetro Swoffer 3000. Se tomaron muestras de agua con una botella de tipo Van-Dorn para medir las concentraciones de clorofila-a (Clor-a), carbono orgánico particulado (COP), COD y CID. Las medidas *in situ* y la recolección de muestras se iniciaron alrededor de medio día y tuvieron una duración de 4 h.

Métodos analíticos

Clor-a y COP

La concentración de Clor-a se obtuvo mediante el método 445.0 de EPA (Arar and Collins 1997). Se filtraron tres alícuotas (20–100 ml) de la muestra de agua al vacío en filtros GF/F (Whatman; 0.7 μm). Los filtros se almacenaron en cajas Petri en oscuridad y frío (–10 °C). Posteriormente, cada filtro se colocó en tubos de centrifugado con 10 ml de acetona al 10 %, que se almacenaron a 4 °C entre 12 y 24 h para extraer el pigmento. Por último, los tubos se centrifugaron (2,700 rpm/15 min) y el sobrenadante se usó para medir la concentración de la Clor-a extraída con un fluorómetro digital (Turner Designs 10-AU). La concentración reportada es el valor promedio del triplicado.

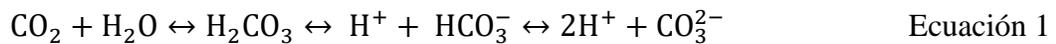
Para obtener la concentración de COP, se filtraron dos alícuotas de la muestra de agua al vacío en filtros GF/F (0.7 μm) previamente calcinados (550 °C/4 h). Los filtros se acidificaron con HCl (10 %) para eliminar los carbonatos en la muestra (Ran et al. 2013), se secaron a 60 °C y se mantuvieron en oscuridad y frío (–10 °C) hasta su análisis. El contenido de C en los filtros se midió en un analizador elemental (Carlo Erba NC2100).

CID y COD

Para medir la concentración de carbono disuelto se filtró la muestra por duplicado a través de un filtro GF/F (0.7 μm) previamente calcinado (550 $^{\circ}\text{C}/4\text{ h}$) e inmediatamente después de obtener las muestras *in situ*. Para medir el COD, 40 ml del filtrado se almacenaron en viales ámbar de vidrio (con septo) con ácido fosfórico (40 %) para acidificar la muestra a un pH igual o menor a dos. Para medir el CID, las muestras de agua fueron almacenadas en botellas DBO de 60 ml limpiadas previamente con HCl al 10 %. A las botellas DBO se les adicionó una solución casi saturada de cloruro mercuríco (~50 g l^{-1} de HgCl_2) como inhibidor de actividad biológica. Las botellas se sellaron con grasa de silicona y Parafilm para evitar el intercambio de CO_2 con la atmósfera, y se almacenaron en condiciones de oscuridad y frío hasta su análisis. El contenido de COD y CID se midió en un analizador TOC Shimadzu (TOC-L) por el método de combustión por alta temperatura. La concentración reportada es el valor promedio del duplicado. Las determinaciones de COD y CID se llevarán a cabo en Center for Marine Science, University of North Carolina en Wilmington.

Cálculo de la presión parcial ($p\text{CO}_2$) y flujo (F_{CO_2}) de CO_2

La presión parcial instantánea de CO_2 ($p\text{CO}_2$, μatm) se obtuvo a partir de la ley de Henry y constantes del equilibrio químico del sistema de carbonatos (H_2CO_3 , HCO_3^- , CO_3^{2-}) considerando los datos de la concentración de CID, temperatura, pH y salinidad de las muestras *in situ* (Anderson et al. 2007):



$$K_{\text{CO}_2} = [\text{H}_2\text{CO}_3]/[p\text{CO}_2] \quad \text{Ecuación 2}$$

$$K_1 = [\text{H}^+][\text{HCO}_3^-]/[\text{H}_2\text{CO}_3] \quad \text{Ecuación 3}$$

$$K_2 = [\text{H}^+][\text{CO}_3^{2-}]/[\text{HCO}_3^-] \quad \text{Ecuación 4}$$

$$p\text{CO}_2 = \frac{\text{CID}(\text{H}^+)^2}{K_{\text{CO}_2}[(\text{H}^+)^2 + K_1(\text{H}^+) + K_1 \cdot K_2]} \quad \text{Ecuación 5}$$

En donde H^+ es la concentración de iones de hidrogeno. K_{CO_2} es la constante de Henry ajustada para CO_2 . K_1 y K_2 son las constantes de equilibrio para la primera y segunda reacción de la disolución de CO_2 . Se utilizó el software CO2SYS (Pierrot et al. 2011) para calcular la $p\text{CO}_2$ en

cada sitio del río. El software permite calcular dos parámetros del equilibrio de carbonatos (pH, alcalinidad total, CID y pCO₂) a partir dos parámetros conocidos (pH y CID, en este estudio). Para el cálculo, se utilizaron las constantes de equilibrio para agua dulce de Millero (1979) en sitios con salinidad baja (<3 g l⁻¹) y para dilución de agua marina de Dickson and Millero (1987) y Millero (2010) con salinidad alta (>3 g l⁻¹). Datos sin publicar de fósforo y sílice total (μmol kg⁻¹ de agua de mar) se emplearon para ajustar el cálculo de la pCO₂. A medida que las constantes de equilibrio son dependientes de la salinidad, se utilizó la concentración de los sólidos disueltos totales (SDT) como indicador de la salinidad (Pawlowicz and Feistel 2012) mediante:

$$SDT = 0.75 \cdot K_{25} \quad \text{Ecuación 6}$$

El flujo instantáneo de CO₂ en la interfase agua-atmósfera (normalizado por unidad de área superficial de agua: F_{CO₂}, mmol m⁻² día⁻¹) se calculó con base en los registros de pCO₂ utilizando un modelo teórico basado en la primera ley de difusión de gases de Fick (Li et al. 2018):

$$F_{CO_2} = k \cdot K_{CO_2} (pCO_{2(aq)} - pCO_{2(air)}) \quad \text{Ecuación 7}$$

Donde K_{CO₂} es la constante de Henry para CO₂, k (m día⁻¹) la velocidad específica de transferencia de un gas (también mencionado en la literatura como velocidad de pistón o coeficiente de difusión) para CO₂, pCO_{2(aq)} (μatm) y pCO_{2(air)} (μatm) son la presión parcial de CO₂ en el agua y en la atmósfera, respectivamente. Se asumió que la pCO_{2(at)} en la temporada de lluvias y secas fue 406 y 411 μatm, respectivamente, la cual se obtuvo de la concentración promedio mensual de CO₂ atmosférico con una incertidumbre de 0.13 ppm registrado por el “global monitoring laboratory” de la NOAA (Ed Dlugokencky and Pieter Tans). Los valores positivos de F_{CO₂} representaron la evasión de CO₂ del río hacia la atmósfera, mientras que los negativos indicaron la entrada de CO₂ hacia el río.

k se encuentra en función de las características hidráulicas en los cuerpos de agua como la turbulencia en la interfase agua-aire, la velocidad de la corriente, la viscosidad del agua y el coeficiente de difusión del gas, y suele ser muy variable espacial y temporalmente debido a cambios espaciales en la morfología del río (p., ej. pendiente y en el ancho del canal; Alin et al. 2011; Raymond et al. 2012). k se evaluó mediante:

$$k_T = k_{600} \cdot \left(\frac{S_{CT}}{600}\right)^{-0.5} \quad \text{Ecuación 8}$$

En donde k_T es el valor de k para la temperatura en el sitio de medición (en °C). S_{CT} es el número de Schmidt, que es la proporción de la viscosidad cinemática del agua en el coeficiente de difusión. S_{CT} es dependiente de la temperatura y equivale a 600 a 20 °C en agua, por lo que k_{600} es la velocidad de transferencia estandarizada a 20 °C. Tomando en cuenta los cambios hidrológicos y geomórficos entre los sitios de muestreo del río, k_{600} se calculó considerando: 1) los cambios de w y la pendiente (Ecuación 10) en la cuenca media (M1–M10) y en B1 (<100 m de ancho), en donde k es potencialmente dominado por la turbulencia del río (Alin et al. 2011; Raymond et al. 2012), y 2) un modelo empírico para ríos grandes (>100 m) en la cuenca baja (B2–B9; Ecuación 11), en donde k es potencialmente dominado por la mezcla que ejerce la fuerza del viento en la superficie del río (mayor fetch; Alin et al. 2011).

$$k_{600} = w \cdot S \cdot 2841 + 2.02 \quad \text{Ecuación 10}$$

$$k_{600} = 4.46 + 7.11 \bar{u}_{10} \quad \text{Ecuación 11}$$

En donde w es la velocidad de la corriente (w , $m\ s^{-1}$) y S es la pendiente (sin unidad). S se estimó con ayuda del perfil de elevación de los modelos de elevación digital mediante la herramienta GRASS en el programa de información geográfica QGIS. u_{10} es la velocidad del viento a 10 metros sobre la superficie del río y se estimó con el valor promedio entre las 9:00 y 14:00 durante los días de muestreo a partir de los registros meteorológicos automáticos del SMN (red PC Tabasco; SMN 2021) más cercanos a los sitios de muestreo (<15 km).

S_{CT} se calculó mediante:

$$S_{CT} = 1911.1 - 118.11 T + 3.4527 T^2 - 0.04132 T^3 \quad \text{Ecuación 9}$$

Calidad, tratamiento y análisis estadístico de los datos

Las mediciones de pH y temperatura se acercaron a ± 0.2 y ± 0.1 ° C de exactitud, respectivamente, a medida que la calibración de la sonda se realizó con soluciones estándar (25 ° C) de 4.00, 7.00 and 10.01 dentro del mismo día de muestreo. La precisión de la concentración del pH, COD y CID (± 0.55 , ± 0.23 y $\pm 1.13\ mg\ l^{-1}$, respectivamente) se calculó con la propagación

del error a partir de la raíz cuadrada de la suma de los cuadrados de la dispersión de las mediciones (desviación estándar entre muestras idénticas —error sistemático— y entre muestras del mismo punto, sitio y temporada —error aleatorio—).

La diferencia entre la concentración de COD (ΔCOD , mg l^{-1}) en el extremo superior (río arriba) e inferior (río abajo) a lo largo de diferentes tramos (10–240 km de longitud, aproximadamente) se usó para evaluar el procesamiento del COD dentro del río a lo largo de la red fluvial. Si bien, el valor ΔCOD no indicó el destino o proceso específico (biótico o abiótico) que afectó al COD, los valores ΔCOD positivos indicaron remoción del COD (i.e., pérdida), mientras que valores negativos indicaron producción (i.e., ganancia), y por lo tanto su procesamiento.

Los procesos principales que definen la cantidad de COD en los ríos incluyen la exportación de la MOD terrestre, la producción primaria acuática y contaminación antropogénica, como ganancias, y la floculación, adsorción, y oxidación microbiana y fotoquímica, como pérdidas (Raymond and Spencer 2015; Ward et al. 2017). A su vez, los valores ΔCOD alrededor de cero, considerando el rango de precisión (i.e., incertidumbre: $\pm 0.23 \text{ mg l}^{-1}$), indicaron tramos del río sin cambios de la concentración del COD importantes, y, por ende, un transporte conservador del COD. Este tipo de transporte no representó el procesamiento nulo del C sino un procesamiento lo suficientemente bajo como para ser detectado o una aproximación al equilibrio entre la producción y remoción del COD.

Además, se determinaron las diferencias del OD y pCO_2 (ΔOD y ΔpCO_2) como variables auxiliares de los procesos de respiración y producción primaria (i.e., subproductos metabólicos) y la propagación del error como la variación de sus deltas. El cálculo de los deltas (ΔCOD , ΔOD y ΔpCO_2) como indicadores del procesamiento del C asume que los tramos son sistemas con un estado estable y bien mezclado lateral y verticalmente. Se usó la diferencia de K_{25} y la concentración de cloruro (Cl^- ; mg l^{-1}) entre los tramos como un indicador de la entrada de aguas con diferente composición (p. ej., aguas subterráneas). Debido a que el muestreo comprendió los tributarios principales del río Usumacinta, asumimos que estos cambios en los tramos sin confluencias reflejaron bien la entrada de agua no muestreada. En este sentido, la entrada de agua subterránea no afectó considerablemente el cambio de COD, OD y pCO_2 ya que los valores de K_{25}

y Cl^- , sin la influencia de la cuña salina ($>20,000 \mu\text{S cm}^{-1}$), mostraron cambios menores (i.e., 3–15% y ± 1 –15%, respectivamente).

Para identificar patrones espaciales y entre temporadas de las variables fisicoquímicas, se realizó un análisis de componentes principales (PCA). El PCA se realizó con el índice de similitud euclidiana y una matriz de correlación. Los componentes significativos se seleccionaron de acuerdo con los valores propios esperados bajo un modelo aleatorio (método *Broken Stick*). Se descartaron las variables que presentaron valores de comunalidad (i.e., proporción de la varianza explicada por los componentes comunes en una variable) y KMO (i.e., proporción de la varianza entre las variables que puede explicar por la varianza sistemática) menores a 0.5 (Hair et al. 2019). La distribución de los datos se exploró mediante pruebas Shapiro–Wilk. De acuerdo con la distribución de los datos, se utilizaron las pruebas estadísticas t de Student y U de Mann–Whitney para determinar diferencias de la concentración del C disuelto (COD y CID), la pCO_2 , F_{CO_2} y deltas (ΔCOD , ΔOD y ΔpCO_2) entre las temporadas de lluvias y secas. Se exploraron las relaciones entre las variables fisicoquímicas, pCO_2 y F_{CO_2} en cada temporada mediante la correlación de rangos de Spearman (r_s). Se utilizaron regresiones lineales para evaluar el efecto del ΔCOD sobre la pCO_2 , ΔCOD , ΔOD y ΔpCO_2 a lo largo de la red fluvial para cada temporada. Se usó la prueba distancias de Cook para identificar datos atípicos de las regresiones (distancia >0.5) y extraerlos del modelo final. El PCA, comparaciones y correlaciones se implementaron en SigmaPlot (v. 14), Past (v. 4.08) y R (v. 4.3.1). Se utilizó un valor de p de 0.05 para todos los niveles de significancia de las pruebas estadísticas.

Resultados

Condiciones físicas y químicas

Los cambios de las variables fisicoquímicas a lo largo del río en las temporadas de lluvias y secas se muestran en la Tabla 1. De acuerdo con el PCA (Figura 1), dos componentes explican significativamente la mayoría de la variación fisicoquímica del río. El primer componente separó ambas temporadas y tuvo una correlación positiva con la concentración de OD y pH (>0.4) y negativa con el ORP y la concentración del COD (<-0.4). El segundo componente separó las observaciones entre las cuencas media y baja y tuvo una correlación positiva con la velocidad de la corriente (0.5) y negativa con la temperatura (-0.5).

Tabla 1 Condiciones físicas y químicas de la red fluvial del río Usumacinta en la temporada de lluvias y secas (TL y TS). [w : velocidad de la corriente (m s^{-1}); Z : profundidad promedio (m); T : temperatura ($^{\circ}\text{C}$); OD : oxígeno disuelto (mg l^{-1}); K_{25} : conductividad eléctrica estandarizada a 25°C ($\mu\text{S cm}^{-1}$); ORP : potencial redox (mV); Clor-a : clorofila a ($\mu\text{g l}^{-1}$); COP : carbono orgánico particulado (mg l^{-1}); COD : carbono orgánico disuelto (mg l^{-1}); CID : carbono inorgánico disuelto (mg l^{-1})]

	Sitio	w	Z	T	OD	pH	K_{25}	ORP	Clor-a	COP	COD	CID
TL	M1	$3.3 \pm \text{NA}$	$1.9 \pm \text{NA}$	20.8 ± 0.0	8.6 ± 0.0	8.1 ± 0.0	319 ± 0	328 ± 2	1.1 ± 0.1	1.7 ± 0.4	1.1 ± 0.0	23.7 ± 0.2
	M2	$1.5 \pm \text{NA}$	$4.0 \pm \text{NA}$	21.3 ± 0.0	8.4 ± 0.0	8.0 ± 0.1	241 ± 0	333 ± 6	0.3 ± 0.0	2.0 ± 0.6	1.3 ± 0.3	22.9 ± 0.1
	M3	1.9 ± 0.5	4.5 ± 1.5	22.2 ± 0.0	8.5 ± 0.0	8.1 ± 0.0	374 ± 0	346 ± 16	0.4 ± 0.1	3.7 ± 0.9	1.5 ± 0.6	34.2 ± 1.0
	M4	$1.1 \pm \text{NA}$	$3.8 \pm \text{NA}$	23.4 ± 0.0	8.0 ± 0.0	7.9 ± 0.0	539 ± 0	355 ± 1	0.1 ± 0.0	1.3 ± 0.1	$2.0 \pm \text{NA}$	$47.2 \pm \text{NA}$
	M5	1.8 ± 0.1	6.0 ± 0.0	22.4 ± 0.0	8.4 ± 0.0	8.1 ± 0.0	383 ± 5	360 ± 2	0.3 ± 0.0	2.3 ± 0.7	1.3 ± 0.2	31.4 ± 5.8
	M6	1.3 ± 0.3	8.0 ± 1.7	24.2 ± 0.0	6.4 ± 0.1	7.7 ± 0.0	288 ± 3	346 ± 3	1.8 ± 0.1	1.4 ± 0.2	2.7 ± 0.1	23.4 ± 1.5
	M7	1.1 ± 0.2	9.0 ± 0.0	25.9 ± 0.0	1.6 ± 0.1	7.3 ± 0.0	319 ± 1	374 ± 27	1.3 ± 0.1	0.4 ± 0.1	4.7 ± 0.2	32.4 ± 0.4
	M8	1.1 ± 0.3	9.0 ± 0.0	25.1 ± 0.2	4.0 ± 0.6	7.4 ± 0.1	305 ± 4	403 ± 27	1.2 ± 0.1	1.0 ± 0.1	3.7 ± 0.5	28.6 ± 0.9
	M9	NA	12.0 ± 4.2	24.3 ± 0.0	5.8 ± 0.1	7.7 ± 0.0	316 ± 5	357 ± 9	0.8 ± 0.1	1.1 ± 0.1	2.8 ± 0.3	28.3 ± 0.9
	M10	2.1 ± 0.2	27.0 ± 5.2	24.9 ± 0.0	6.6 ± 0.0	7.8 ± 0.0	359 ± 0	428 ± 4	0.7 ± 0.1	1.0 ± 0.1	3.0 ± 0.1	31.2 ± 0.3
	B1	$0.7 \pm \text{NA}$	$11.5 \pm \text{NA}$	27.0 ± 0.0	4.6 ± 0.0	7.6 ± 0.0	737 ± 5	411 ± 2	4.1 ± 0.5	0.6 ± 0.2	7.1 ± 0.3	29.9 ± 0.4
	B2	1.1 ± 0.3	9.0 ± 0.0	25.2 ± 0.0	6.5 ± 0.0	7.7 ± 0.0	355 ± 0	408 ± 3	1.4 ± 0.1	1.1 ± 0.4	3.0 ± 0.2	30.2 ± 0.9
	B3	1.6 ± 0.2	12.0 ± 5.2	25.5 ± 0.2	6.3 ± 0.2	7.7 ± 0.0	400 ± 43	410 ± 4	1.5 ± 0.7	0.8 ± 0.2	3.0 ± 0.3	30.6 ± 0.1
	B4	$1.0 \pm \text{NA}$	$3.9 \pm \text{NA}$	26.6 ± 0.0	4.7 ± 0.0	7.7 ± 0.0	362 ± 0	405 ± 1	3.5 ± 0.1	1.4 ± 0.0	3.7 ± 0.1	NA
	B5	1.1 ± 0.3	12.0 ± 3	26.7 ± 0.0	4.6 ± 0.1	7.7 ± 0.0	361 ± 0	409 ± 2	3.4 ± 0.3	1.6 ± 0.5	3.3 ± 0.3	29.9 ± 0.3
	B6	1.0 ± 0.1	8.0 ± 3.5	27.9 ± 0.0	1.4 ± 0.1	7.3 ± 0.1	337 ± 1	381 ± 10	3.3 ± 0.3	2.4 ± 0.4	5.2 ± 0.4	29.0 ± 1.1
	B7	1.4 ± 0.3	10.0 ± 1.7	27.4 ± 0.4	2.8 ± 1.1	7.5 ± 0.1	357 ± 12	392 ± 10	4.1 ± 0.4	2.6 ± 1.0	4.7 ± 0.7	29.2 ± 0.2
	B8	0.7 ± 0.3	4.5 ± 0.0	27.5 ± 0.1	1.9 ± 0.2	7.4 ± 0.0	394 ± 14	390 ± 4	3.7 ± 0.5	2.2 ± 0.5	6.9 ± 0.9	30.5 ± 0.1
	B9	$0.6 \pm \text{NA}$	NA	27.0 ± 0.0	0.9 ± 0.2	7.4 ± 0.1	402 ± 1	387 ± 3	NA	NA	NA	NA
TS	M1	$0.8 \pm \text{NA}$	$1.1 \pm \text{NA}$	25.9 ± 0.0	10.8 ± 0.0	8.2 ± 0.0	546 ± 0	302 ± 2	0.3 ± 0.0	0.4 ± 0.1	0.9 ± 0.0	26.8 ± 1.3

Sitio	w	Z	T	OD	pH	K ₂₅	ORP	Clor-a	COP	COD	CID
M2	0.7 ± NA	1.0 ± NA	28.3 ± 0.0	10.6 ± 0.0	8.3 ± 0.0	346 ± 0	280 ± 1	0.9 ± 0.0	0.3 ± 0.0	1.4 ± 0.5	15.6 ± NA
M3	0.7 ± 0.4	3.0 ± 0.8	26.9 ± 0.1	9.0 ± 0.1	8.0 ± 0.0	593 ± 1	274 ± 2	0.4 ± 0.1	0.4 ± 0.1	1.2 ± 0.2	31.6 ± 0.2
M4	0.6 ± NA	1.5 ± NA	27.2 ± 0.0	9.6 ± 0.0	7.7 ± 0.0	920 ± 1	266 ± 1	0.3 ± 0.0	0.3 ± 0.0	1.0 ± 0.1	35.2 ± 2.9
M5	0.8 ± 0.0	4.6 ± 2.0	27.5 ± 0.1	9.4 ± 0.0	8.0 ± 0.0	619 ± 6	302 ± 13	0.5 ± 0.0	0.3 ± 0.0	1.0 ± 0.2	31.4 ± 0.6
M6	1.1 ± 0.3	2.0 ± 0.9	27.5 ± 0.1	8.5 ± 0.0	8.1 ± 0.0	502 ± 1	351 ± 5	0.9 ± 1.1	1.0 ± 0.2	2.1 ± 0.5	23.8 ± 3.2
M7	0.3 ± 0.2	3.0 ± 0.0	29.8 ± 0.0	8.1 ± 0.1	7.8 ± 0.0	913 ± 0	346 ± 17	0.5 ± 0.5	0.4 ± 0.0	1.5 ± 0.2	48.3 ± 0.3
M8	1.0 ± 0.1	2.1 ± 0.9	28.4 ± 0.0	8.4 ± 0.0	7.9 ± 0.0	664 ± 6	365 ± 4	3.6 ± 0.4	0.8 ± 0.1	1.7 ± 0.2	36.1 ± 1.5
M9	1.8 ± 1.1	4.9 ± 0.4	27.4 ± 0.0	8.0 ± 0.0	8.0 ± 0.0	661 ± 0	339 ± 15	3.7 ± 0.8	0.9 ± 0.1	1.8 ± 0.5	28.8 ± 1.7
M10	0.5 ± 0.2	19.9 ± 5.1	28.7 ± 0.0	7.7 ± 0.0	7.8 ± 0.0	767 ± 2	326 ± 3	2.4 ± 0.4	0.6 ± 0.1	1.5 ± 0.3	37.6 ± 1.3
B1	0.6 ± NA	4.5 ± NA	28.3 ± 0.0	7.7 ± 0.0	7.9 ± 0.0	1,279 ± 1	317 ± 0	1.4 ± 0.3	0.8 ± 0.0	3.3 ± 0.4	37.4 ± NA
B2	1.0 ± 0.3	2.6 ± 2.2	28.4 ± 0.1	8.3 ± 0.1	8.0 ± 0.0	775 ± 0	340 ± 17	4.3 ± 0.4	0.9 ± 0.1	1.8 ± 0.6	38.6 ± 0.0
B3	0.6 ± 0.2	8.5 ± 1.9	28.5 ± 0.1	8.4 ± 0.1	8.0 ± 0.0	811 ± 20	353 ± 25	4.4 ± 0.5	0.8 ± 0.1	1.9 ± 0.4	40.0 ± NA
B4	0.5 ± NA	1.8 ± NA	29.1 ± 0.0	8.6 ± 0.0	8.2 ± 0.0	777 ± 0	352 ± 2	6.7 ± 0.2	1.2 ± 0.3	1.9 ± 0.1	35.6 ± 1.5
B5	0.3 ± 0.2	11.5 ± 3.6	28.9 ± 0.4	6.6 ± 2.8	7.9 ± 0.2	9,770 ± 16,777	313 ± 17	6.0 ± 0.8	0.8 ± 0.2	1.6 ± 0.3	34.5 ± 3.4
B6	0.2 ± 0.0	10.3 ± 2.4	28.3 ± 0.9	5.8 ± 1.5	7.8 ± 0.1	23,071 ± 15,815	290 ± 12	5.0 ± 1.0	0.6 ± 0.1	2.0 ± 0.3	31.7 ± 0.1
B7	0.3 ± 0.0	10.7 ± 2.3	28.1 ± 1.0	5.8 ± 1.6	7.8 ± 0.1	28,418 ± 16,827	305 ± 11	3.6 ± 1.3	0.5 ± 0.1	1.6 ± 0.2	31.3 ± 2.3
B8	0.3 ± 0.2	3.9 ± 0.6	28.0 ± 0.9	6.7 ± 1.2	7.9 ± 0.1	37,114 ± 17,794	302 ± 10	13.4 ± 3.8	1.5 ± 0.2	2.9 ± 0.5	31.6 ± 1.6
B9	0.0 ± NA	4.5 ± NA	28.7 ± 0.3	3.1 ± 3.2	7.6 ± 0.3	27,785 ± 13,905	265 ± 13	NA	2.4 ± 0.1	2.7 ± NA	35.0 ± 0.8

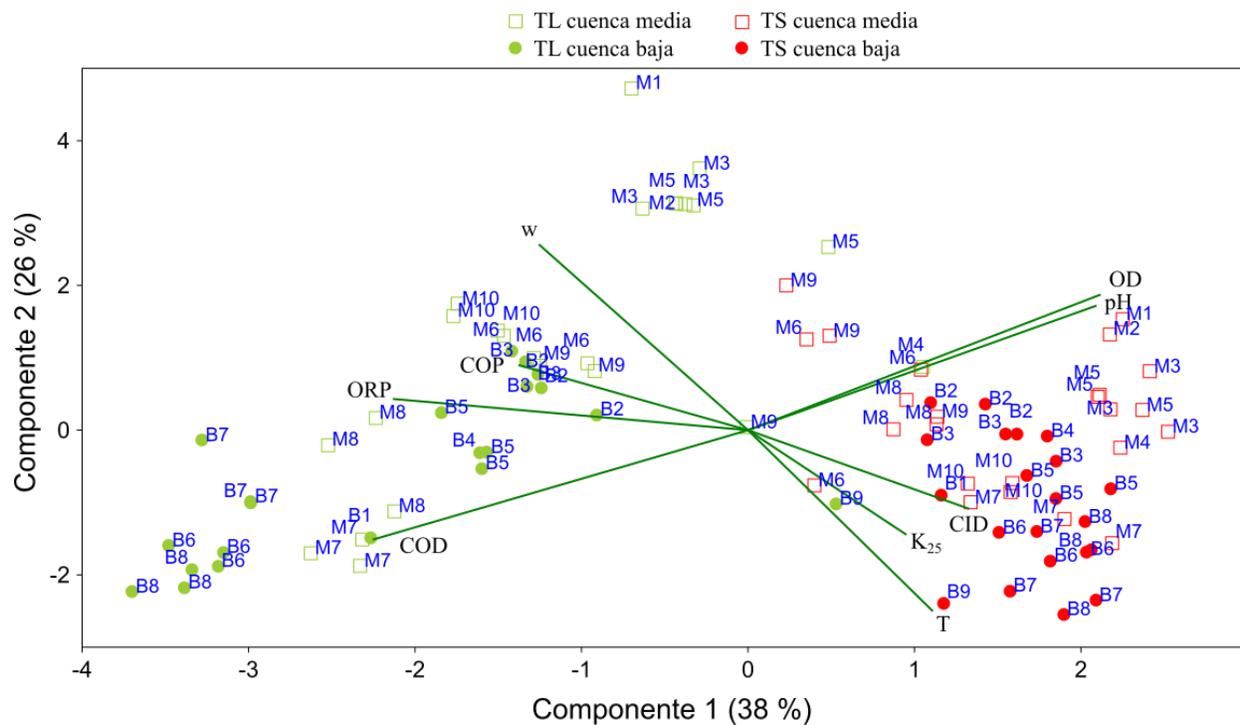


Figura 1 Variación fisicoquímica de la red fluvial del río Usumacinta en la temporada de lluvias y secas.

El COD tuvo una concentración mayor en la temporada de lluvias ($3.5 \pm 1.7 \text{ mg l}^{-1}$), con valores altos ($>$ tercer cuantil, Q_3 : 4.6 mg l^{-1}) en M7, B1, B6, B7, y B8, que en la temporada de secas ($1.7 \pm 0.6 \text{ mg l}^{-1}$; $U = 305$, $p < 0.01$), con valores altos ($>Q_3$: 2.1 mg l^{-1}) en M6, M9, B1, B2, B3, B6, B8 y B9. El CID tuvo una concentración menor en la temporada de lluvias ($30.0 \pm 5.1 \text{ mg l}^{-1}$), con valores altos ($>Q_3$: 32.1 mg l^{-1}) en M3, M4, M5 y M7, que en la temporada de secas ($33.2 \pm 6.8 \text{ mg l}^{-1}$; $U = 144.0$, $p = 0.01$), con valores altos ($>Q_3$: 37.4 mg l^{-1}) en M7, M10, B1, B2 y B3 (Tabla 1).

El ΔOD promedió $2.9 \pm 2.9 \text{ mg l}^{-1}$ en la temporada de lluvias, con deltas bajos ($<Q_1$: 0.1 mg l^{-1}) en M10, B2 y B8 y altos ($>Q_3$: 4.9 mg l^{-1}) en M5 y M9, y $4.0 \pm 4.6 \text{ mg l}^{-1}$ en la temporada de secas, con deltas bajos ($<Q_1$: -0.2 mg l^{-1}) en B2, B4 y B8 y altos ($>Q_3$: 8.2 mg l^{-1}) en M5 y M9 (Tabla 2). El ΔCOD promedió $1.5 \pm 3.0 \text{ mg l}^{-1}$ en la temporada de lluvias, con deltas bajos ($<Q_1$: -0.4 mg l^{-1}) en B4 y B8 y altos ($>Q_3$: 3.7 mg l^{-1}) en B3 y B7, y $0.8 \pm 1.3 \text{ mg l}^{-1}$ en la temporada de secas con valores bajos ($<Q_1$: -0.2 mg l^{-1}) en B2 y B9 y altos ($>Q_3$: 1.9 mg l^{-1}) en B3 y B7. El ΔOD y ΔCOD no tuvieron diferencias entre las temporadas de lluvias y secas ($t = -0.7$ y t [de Welch] = 0.7 , respectivamente, $p > 0.05$). El ΔOD se relacionó directamente con el ΔCOD en la

temporada de lluvias ($F = 6.5$, $p = 0.03$ y $r^2_{adj} = 0.38$) y secas ($F = 5.9$, $p = 0.04$, $r^2_{adj} = 0.32$; Figura 2).

Tabla 2 Variación de la presión parcial ($p\text{CO}_2$, μatm) y flujo (F_{CO_2} , $\text{mmol m}^2 \text{d}^{-1}$) de CO_2 y deltas de COD (ΔCOD , mg l^{-1}), oxígeno disuelto (ΔOD , mg l^{-1}) y $p\text{CO}_2$ ($\Delta p\text{CO}_2$, mg l^{-1}) en la red fluvial del río Usumacinta en la temporada de lluvias y secas (TL y TS).

	$p\text{CO}_2$		F_{CO_2}		ΔCOD		ΔOD		$\Delta p\text{CO}_2$	
	TL	TS	TL	TS	TL	TS	TL	TS	TL	TS
M1	585 ± 6	904 ± 42	271 ± 9	199 ± 17						
M2	685 ± 3	463 ± NA	63 ± 1	-24 ± 44						
M3	757 ± 39	1592 ± 11	50 ± 3	114 ± 1						
M4	1565 ± NA	3571 ± 290	745 ± NA	1153 ± 106						
M5	778 ± 174	1890 ± 54	172 ± 74	368 ± 14	2.2 ± 0.6	1.2 ± 0.5	8.0 ± 0.2	9.2 ± 0.3	1545 ± 178	3273 ± 57
M6	1488 ± 177	1032 ± 141	182 ± 34	101 ± 23						
M7	4329 ± 357	4456 ± 26	787 ± 144	526 ± 3						
M8	2965 ± 501	2383 ± 100	278 ± 48	218 ± 11	3.7 ± 0.7	1.9 ± 0.8	4.0 ± 0.7	8.2 ± 0.4	2852 ± 501	3104 ± 100
M9	1642 ± 157	1671 ± 97	142 ± 18	169 ± 13	2.2 ± 0.8	0.8 ± 0.7	6.7 ± 0.8	9.8 ± 0.2	2100 ± 159	2603 ± 98
M10	1662 ± 15	3259 ± 113	489 ± 6	499 ± 20	-0.2 ± 0.3	0.4 ± 0.6	-0.8 ± 0.1	0.3 ± 0.0	-19 ± 158	-1588 ± 149
B1	1981 ± 29	2701 ± NA	146 ± 3	208 ± NA						
B2	1613 ± 51	1860 ± 2	212 ± 9	675 ± 1	0.0 ± 0.2	-0.4 ± 0.7	0.1 ± 0.0	-0.6 ± 0.1	49 ± 53	1399 ± 113
B3	1753 ± 8	2158 ± NA	236 ± 1	814 ± NA	7.2 ± 0.7	3.2 ± 0.9	4.9 ± 0.3	7.7 ± 0.3	1842 ± 11	2403 ± NA
B4	NA	1377 ± 59	NA	2265 ± 137	-0.8 ± 0.3	-0.1 ± 0.4	1.6 ± 0.2	-0.2 ± 0.1	NA	781 ± NA
B5	1938 ± 17	1876 ± 183	812 ± 9	6205 ± 777	-0.3 ± 0.4	0.3 ± 0.5	1.6 ± 0.2	1.7 ± 2.8	-185 ± 19	282 ± NA
B6	4262 ± 157	1599 ± 3	1980 ± 80	5011 ± 13						
B7	3273 ± 21	1780 ± 129	1488 ± 11	5596 ± 526	3.8 ± 1.0	2.0 ± 0.7	3.2 ± 1.2	6.6 ± 2.4	2927 ± 24	1694 ± 129
B8	3824 ± 16	793 ± 39	1771 ± 8	1560 ± 159	-3.2 ± 0.9	-0.1 ± NA	-1.0 ± 0.3	-3.5 ± 3.4	NA	584 ± 70
B9	NA	NA	NA	NA	NA	-0.8 ± NA	3.8 ± 0.2	5.4 ± 3.2	NA	NA

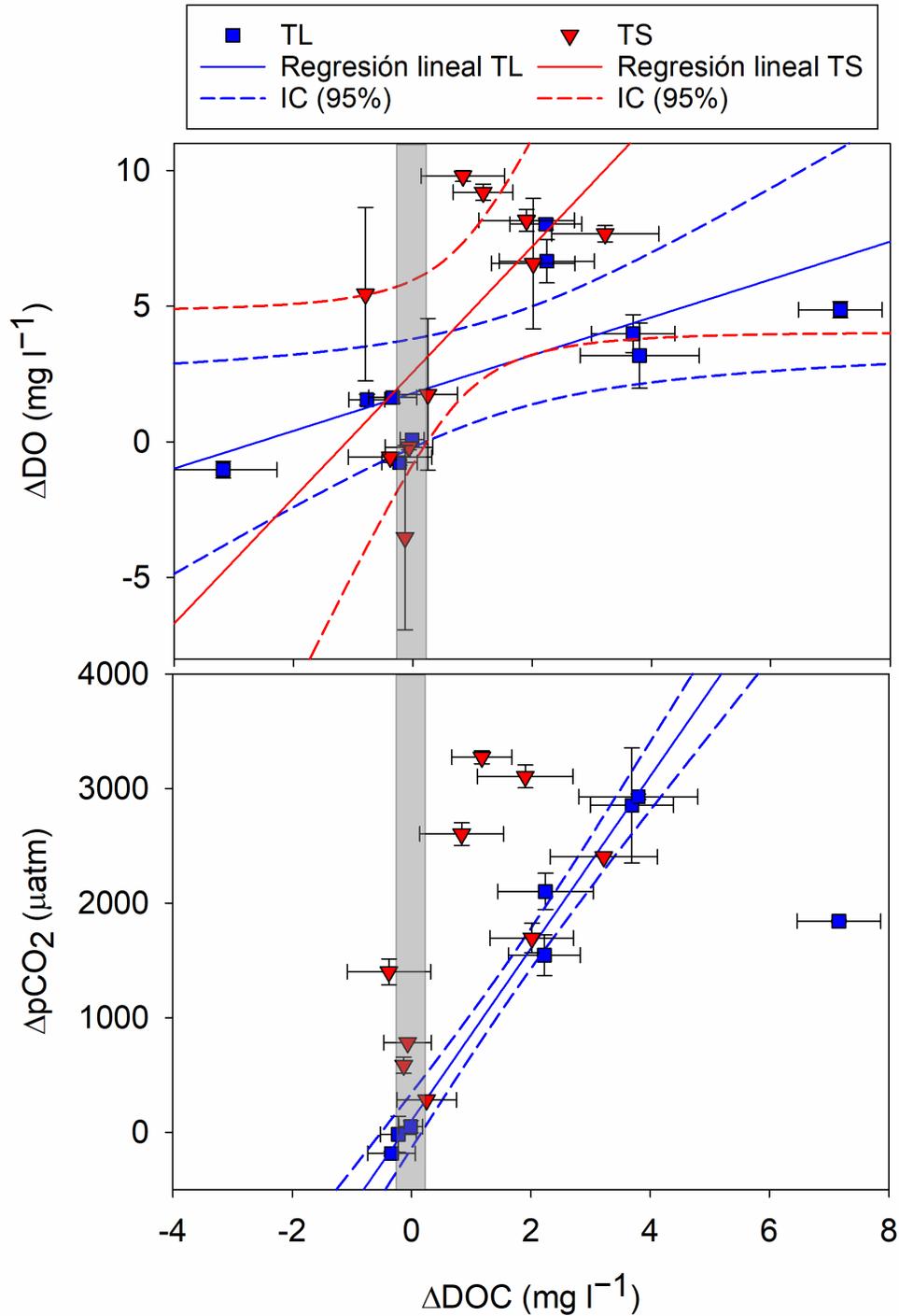


Figura 2 Relación del ΔCOD con el ΔOD (panel superior) y ΔpCO_2 (inferior) en diferentes tramos de la red fluvial del río Usumacinta en las temporadas de lluvias (TL) y secas (TS). Las líneas continuas representan regresiones lineales (intervalo de confianza, IC: líneas punteadas) de ΔpCO_2 y ΔOD en función del ΔCOD . Observaciones dentro del área sombreada corresponden a tramos con transporte pasivo del COD.

pCO₂

La pCO_2 promedió $2,097 \pm 1,262 \mu atm$ en la temporada de lluvias, con valores bajos ($<Q_1$: $996 \mu atm$) en M1, M2, M3 y M5 y altos ($>Q_3$: $3,258 \mu atm$) en M7, M8, B6, B7 y B8, y se correlacionó significativa y positivamente con la profundidad promedio, la temperatura, ORP y COD y negativamente con w, OD y pH (Figura 3). En la temporada de secas, la pCO_2 promedió $1,971 \pm 995 \mu atm$, con valores bajos ($<Q_1$: $1,398 \mu atm$) en M1, M2, M6, B4 y B8 y altos ($>Q_3$: $2,348 \mu atm$) en M4, M7, M8, M10 y B1. La pCO_2 no tuvo diferencias significativas entre ambas temporadas ($U = 721.0$, $p = 0.92$) ni correlación con las variables fisicoquímicas del río (Figura 3). No se encontró ninguna relación significativa entre la pCO_2 y el ΔCOD , ni en temporada de lluvias ($p = 0.48$) ni de secas ($p = 0.07$).

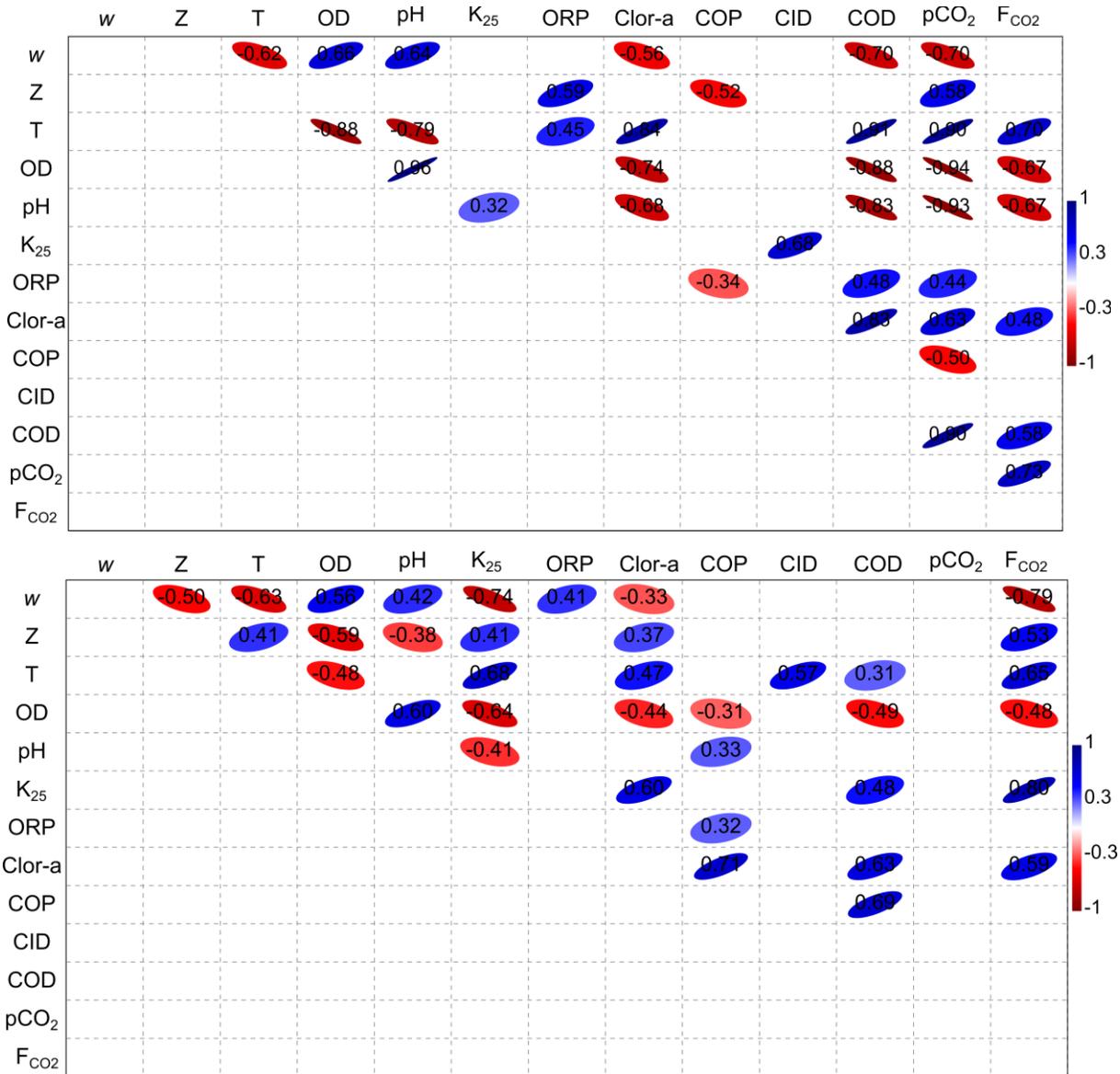


Figura 3 Matriz de coeficientes de correlación de Spearman (rs) entre las variables fisicoquímicas [w: velocidad de la corriente (m s⁻¹); Z: profundidad promedio (m); T: temperatura (°C); OD: oxígeno disuelto (mg l⁻¹); K₂₅: conductividad eléctrica estandarizada a 25 °C (µS cm⁻¹); ORP: potencial redox (mV); Clor-a: clorofila a (µg l⁻¹); COP: carbono orgánico particulado (mg l⁻¹); COD: carbono orgánico disuelto (mg l⁻¹); CID: carbono inorgánico disuelto (mg l⁻¹)] y de distribución del CO₂ [pCO₂ y F_{CO2}: presión parcial (µatm) y flujo (mmol m⁻² d⁻¹) de CO₂, respectivamente] de la red fluvial del río Usumacinta en la temporada de lluvias (panel superior) y secas (panel inferior). Las celdas en blanco representan coeficientes no significativos (p > 0.05). Formas más ovaladas y colores más oscuros en la esquina superior de la matriz indican un coeficiente de correlación alto.

El ΔpCO₂ promedió 1,389 ± 1,282 µatm en la temporada de lluvias, con deltas bajos (<Q₁: -2 µatm) en los tramos M10 y B5 y altos (>Q₃: 2,664 µatm) en M8 y B7, y 1,454 ± 1,496 µatm en la

temporada de secas, con deltas bajos ($<Q_1$: 509 μatm) en B5 y M10 y altos ($>Q_3$: 2,728 μatm) en M5 y M8 Tabla 2. El $\Delta p\text{CO}_2$ se relacionó significativa y directamente con el ΔCOD ($F = 353.3$, $p < 0.01$, $r^2_{\text{adj}} = 0.98$; Figura 2) y no tuvo diferencias entre ambas temporadas ($t = -0.1$, $p = 0.92$).

F_{CO2}

Las observaciones de F_{CO_2} mostraron valores positivos en ambas temporadas, excepto en M2 en la temporada de secas ($-24 \pm 44 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). El F_{CO_2} promedió $510 \pm 563 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en la temporada de lluvias, con flujos bajos ($<Q_1$: 148 $\text{mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) en M2, M3, M5, M9 y B1 y altos ($>Q_3$: 745 $\text{mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) en M4, M7, B5, B6, B7 y B8, además se correlacionó significativa y positivamente con la temperatura, Clor-a, COD y $p\text{CO}_2$ y negativamente con el OD y pH (Figura 3). En la temporada de secas, el F_{CO_2} promedió $1,580 \pm 2,097 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, con flujos bajos ($<Q_1$: 187 $\text{mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) en M2, M3, M6 y M9 y altos ($>Q_3$: 2,168 $\text{mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) en B4, B5, B6 y B7, y se correlaciono significativa y positivamente con la profundidad promedio, temperatura, conductividad eléctrica y Clor-a y negativamente con w y OD (Figura 3). El F_{CO_2} no tuvo diferencias significativas entre ambas temporadas ($U = 562.0$, $p = 0.06$).

Discusión

Patrones del procesamiento de COD

La variación del ΔCOD sugiere que la mayoría de los tramos (≈ 80 % de las observaciones) presentan un procesamiento biológico del COD. El 24 % de las observaciones reflejaron una ganancia de COD (deltas negativos), y el 57 % reflejaron remoción del COD (deltas positivos). Estos resultados difieren con estudios similares en redes fluviales de latitudes templadas y boreales, en los cuales el ΔCOD , a escala de tramos, fue generalmente bajo (p. ej., $<0.9 \text{ mg l}^{-1}$) e indicó un procesamiento menor de la MOD (Wollheim et al. 2015; Palmer et al. 2016; Casas-Ruiz et al. 2017). Esta diferencia coincide con la hipótesis que sugiere un procesamiento metabólico mayor en aguas continentales tropicales comparado con latitudes altas, en donde se espera menor flujo de C en el bucle microbiano (Amado and Roland 2017) y eficiencia en el uso del carbono (CUE, también reportada eficiencia de crecimiento bacteriano, BGE, en otras partes; Amado et al. 2013). La remoción del COD fue mayor en las confluencias a lo largo de la red fluvial del río Usumacinta debido a la mezcla de agua con diferentes condiciones químicas. Este resultado

coincide con reportes de cambios repentinos de la concentración de COD en las confluencias de las cuencas templadas (Palmer et al. 2016).

El seguimiento del ΔCOD a lo largo de la red fluvial reflejó la evolución de ambientes con pérdidas de COD en la cuenca media hacia ambientes con equilibrio y ganancias en la cuenca baja. El ΔCOD fue mayor en la cuenca media debido posiblemente al dominio de ambientes heterotróficos y condiciones más adversas para los productores primarios (ver Clor-a; Tabla 2) como una mayor velocidad de la corriente. Asimismo, los tramos de la cuenca media reciben materia orgánica terrestre de formación reciente que estimula la respiración heterotrófica (Berggren et al. 2010; Zeng and Masiello 2010; Takaki et al. 2022). Otro proceso que remueve el COD de la columna de agua, especialmente en los ríos de zonas altas, es la precipitación por adsorción o floculación con partículas minerales (Palmer et al. 2016). Aunque no se evaluó la magnitud de la pérdida del COD correspondiente a su precipitación como COP, la relación COD/COP no muestra cambios significativos desde la cuenca media hacia la desembocadura en el año de estudio (Soria-Reinoso et al. 2022), indicando poca precipitación de COD hacia COP (Pawson et al. 2012). En cambio, los tramos en la cuenca baja tuvieron una producción mayor de COD y concentración de Clor-a (Figura 1), excepto en las confluencias B3 y B7 (Tabla 2), con valores cercanos a un transporte conservador, lo cual concuerda con la evidencia empírica y teórica del aumento de la razón entre la producción primaria bruta y la respiración de la comunidad con el orden de los ríos (Vannote et al. 1980; Kalff 2002; Diamond et al. 2021).

Los valores ΔCOD en M10 y B2 en la temporada de lluvias y B4 y B8 en la temporada de secas indicaron un transporte conservador del COD (Tabla 2) que pudo ser consecuencia de: 1) un procesamiento de la MOD limitado por la rapidez del transporte fluvial en la zona de cañones (final de la cuenca media y principio de la cuenca baja) durante condiciones de mayor velocidad de la corriente (ver w en Tabla 1 y Figura 1), y 2) una compensación de las ganancias de COD con respecto a las pérdidas en el río distributivo. La primera se ha reportado en otros ríos tropicales tanto pequeños ($\approx 1-70 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$; Wiegner et al. 2009) como grandes ($\approx 30-3,500 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$; Lambert et al. 2016), mientras que la segunda coincide con la disminución del flujo, el aumento de la temperatura y el aumento de la concentración de nutrientes en la cuenca baja (Tabla 1 y Figura 1; Lázaro-Vázquez et al., 2018; Palomeque de La Cruz & Alcántara, 2008), que pudieron estimular la producción primaria, y, por ende, igualar las ganancias de COD con las pérdidas de la

respiración. Aunque el tiempo de residencia aumenta la reacción del COD (producción y respiración) en sistemas acuáticos (They et al. 2017), la remoción del COD mediante la respiración puede mantenerse en tiempos de residencia menores en comparación con la producción en ambientes acuáticos tropicales (Ward et al. 2018) y templados (Casas-Ruiz et al. 2017), lo cual concuerda con los ΔCOD positivos y velocidad de la corriente alta en la cuenca media (Tabla 2 y Figura 1).

Comparativamente, el cambio entre la temporada de lluvias y secas no tuvo efecto sobre el procesamiento del COD en el río sugiriendo que la regulación hidrológica del procesamiento de C es más importante espacial que temporalmente. Usualmente, la variabilidad temporal tiene un efecto significativo sobre la degradación de la MOD al afectar el tiempo de residencia (Bianchi et al. 2013; Lambert et al. 2016). Una posible causa de este contraste es la distribución de ambientes con diferente oportunidad de reacción. El momento de producción y exportación de la MOD en los estuarios, por ejemplo, puede ser específico de un sitio independientemente de la temporada (Voss et al. 2021). Asimismo, pudo ocurrir un equilibrio del procesamiento de COD entre temporadas, con una cantidad mayor de COD disponible para degradar en la temporada de lluvias y una oportunidad de reacción mayor en la temporada de secas, que se pudo apreciar en la correlación negativa de la concentración del COD y de la velocidad de la corriente con el primer eje del PCA (Figura 1). Estos resultados concuerdan con modelos del transporte fluvial como el *pulse–shunt concept*, que predicen un aumento en la MOD a mayores flujos de agua, pero una disminución en la oportunidad de su procesamiento (Galy et al. 2008; Raymond et al. 2016). Casas-Ruiz et al. (2017) observaron un procesamiento del COD parecido entre temporadas hidrológicas contrastantes en tramos de la red fluvial del río calcáreo Fluvià, en la península Ibérica, y concluyeron que la distribución temporal del muestreo afecta los patrones temporales observados en el procesamiento del carbono. Dado que este estudio tuvo una cantidad de observaciones similares entre temporadas, nuestros resultados respaldan las implicaciones del *pulse–shunt concept* en el procesamiento del COD en una red fluvial tropical.

Relación entre el procesamiento del COD y la presión parcial y evasión de CO₂

Los resultados mostraron que la $p\text{CO}_2$ en la red fluvial del río Usumacinta es similar en ambas temporadas hidrológicas, pero las correlaciones entre las variables fisicoquímicas y la $p\text{CO}_2$

sugieren un cambio en los procesos que originan el CO₂. Por ejemplo, la pCO₂ se relacionó positivamente con la temperatura, ORP, Clor-a y COD y negativamente con el OD (Figura 3), lo cual puede reflejar que el metabolismo acuático explicó el aumento de la pCO₂ en la temporada de lluvias con respecto a secas y respalda la segunda hipótesis. El uso de OD como agente oxidante y la producción de CO₂ durante la respiración aeróbica de la MOD en los sistemas acuáticos pudieron impedir el efecto de dilución del CO₂ observado en otros sistemas fluviales cuando la descarga de agua aumenta (p. ej., Marescaux et al. 2018; Ni and Li 2022). La correlación positiva entre el COD y la pCO₂ indica que el CO₂ en los ríos usualmente proviene del metabolismo acuático (Li et al. 2021a; Ni and Li 2022). Esta relación puede ser observada en ambientes calcáreos y depender de la temporada hidrológica, aunque relaciones inapreciables se han registrado en cuencas mixtas, con una influencia mayor de la disolución litológica (Chen et al. 2021; Liu et al. 2021).

La ausencia de correlaciones entre la pCO₂ y las demás variables en la temporada de secas sugiere que otros factores dominan el cambio de la pCO₂ en el río Usumacinta. El aumento del CID y pH en la temporada de secas (Figura 1) puede reflejar la exportación de CO₂ y HCO₃ desde ambientes terrestres. Flujos bajos de agua en las cuencas suelen movilizar el CID derivado del procesamiento de la MOD (p. ej., CO₂) y la disolución de carbonatos (p. ej., HCO₃ y cationes) en capas profundas del suelo y aumentar el pH de los ríos receptores (Keller 2019). Este cambio puede ser ligero en sistemas con amortiguamiento de los carbonatos (Ni et al. 2020; Chen et al. 2021; Liu et al. 2021), lo cual debe ocurrir en el río Usumacinta debido a la litología kárstica y alto potencial de meteorización en su cuenca (p. ej., humedad y temperatura relativamente altas; Syvitski and Milliman 2007). Asimismo, esta exportación pudo contrarrestar la disminución de los aportes acuáticos de CO₂ y nivelar la concentración de CO₂ entre ambas temporadas. Estudios previos también han observado valores similares de la pCO₂ entre temporadas hidrológicas contrastantes en otros ríos kársticos (Varol and Li 2016; Liu et al. 2017a; b; Ni et al. 2020). Por el contrario, se ha reportado que ambientes sin amortiguamiento de carbonatos pueden ser susceptibles a un cambio estacional de la pCO₂ relacionado con cambios en la temperatura, el procesamiento microbiano y turbulencia (Borges et al. 2018).

Las regresiones lineales de los deltas revelaron un aumento de Δ OD a medida que se removió el COD de los tramos, especialmente en la temporada de secas, lo cual apunta hacia el consumo

de OD durante la degradación heterotrófica de la MOD, como se ha reportado previamente en ríos templados (Diamond et al. 2021). No obstante, el ΔCOD no tuvo relación con los valores de pCO_2 al final del tramo, aunque sí se relacionó directamente con el cambio de ΔpCO_2 en la temporada de lluvias. Este resultado fue inesperado, y opuesto a nuestra hipótesis, por lo que otros procesos deben regular la cantidad de CO_2 que es transportado a lo largo del río. Es posible que el CO_2 derivado de los procesos metabólicos escape rápidamente hacia la atmosfera en los tramos inmediatos. Evidencia en ríos templados ha mostrado que alrededor de 35% de la MOD que ingresa a los ríos puede ser respirada rápidamente y emitida como CO_2 en tramos próximos (Demars et al. 2020).

Escenario de la presión parcial y evasión de CO_2

El intercambio atmosférico–acuático de CO_2 tuvo mayor contraste en los tributarios y subtributarios río arriba, esto es, en la cuenca media. Los sitios M2 y M3 en la subcuenca Lacantún, por ejemplo, tuvieron menor evasión e incluso mostraron difusión del CO_2 atmosférico hacia el río (Tabla 2). Este resultado puede reflejar una capacidad de amortiguamiento considerable (p. ej., disociación del CO_2 hacia bicarbonatos) de acuerdo con el pH y CID relativamente altos en la subcuenca Lacantún (Figura 1; de la Maza 2015a) y concuerda con la relación inversa entre las reservas de CID y la evasión de CO_2 que se ha reportado comúnmente en sistemas acuáticos kársticos (Liu et al. 2021). No obstante, estudios en ambientes kársticos también reportaron pCO_2 y F_{CO_2} elevados en ríos con un ingreso considerable de CO_2 derivado de la respiración en el suelo o de la meteorización de las rocas (p. ej., Duvert et al. 2019; Liu et al. 2021), lo cual coincide con los valores de pCO_2 y F_{CO_2} altos y valores de ORP, Clor–a y COD moderados en M4. Estos resultados mostraron la capacidad de emitir y capturar CO_2 con una variación considerable, de los ríos de orden menor y coinciden con hallazgos recientes en diversas redes fluviales (Butman and Raymond 2011; Hotchkiss et al. 2015; Marx et al. 2017; Li et al. 2021a).

Valores altos de pCO_2 y F_{CO_2} coincidieron con zonas con cambio de uso de suelo y humedales en una escala regional. Particularmente, M7 y B6, que tuvieron valores de pCO_2 y F_{CO_2} altos (Tabla 2), representan puntos de drenaje de cuencas impactadas por deforestación, agricultura y descargas urbanas de aguas residuales (Palomeque-De la Cruz et al. 2017; Lázaro-Vázquez et al. 2018; Soria-Reinoso et al. 2022). Similarmente, se ha reportado la relación entre zonas de cultivos y ríos con

una sobresaturación de CO₂ considerable en algunas regiones de Asia (Ran et al. 2015; Ni et al. 2020; Gu et al. 2022) y Europa (Bodmer et al. 2016; Borges et al. 2018). Asimismo, hubo un aumento de la pCO₂ hacia la cuenca baja en la temporada de lluvias (Tabla 2), en donde existe una importante extensión de humedales y tierras de cultivo. De manera similar, observaciones previas de la variación longitudinal de la pCO₂ en otros ríos con cambios hidrológicos estacionales (p. ej., Tana, Longchuan, Yangtze, Congo y Amazonas) mostraron un aumento de la pCO₂ hacia la cuenca baja, especialmente durante la temporada de lluvias (Tamooh et al. 2013; Ni et al. 2020; Leng et al. 2023) y en zonas con extensiones de humedales considerables (Marescaux et al.; Borges et al. 2015). La emisión elevada de CO₂ en estos ambientes puede reflejar la biodegradación y reciclamiento de la MOD (Abril et al. 2014; Ward et al. 2015).

El río Usumacinta tuvo medias generales de pCO₂ y F_{CO2} mayores que otros ríos drenando cuencas kársticas, aunque, estacionalmente, se han reportado valores de pCO₂ mayores en la temporada de lluvias en el río Guijiang y valores de F_{CO2} similares en el río Longchuan (Tabla 3). La magnitud de estas emisiones puede ser consecuencia de la concentración del CID en el río Usumacinta, que es relativamente alta en comparación con otras cuencas kársticas a nivel global (Soria-Reinoso et al. 2022). Desde una perspectiva de red fluvial, las medias generales de pCO₂ y F_{CO2} de la cuenca del Usumacinta también fueron altas en comparación con otras redes con un clima similar (p. ej., monzónico), excepto con la red del río Yellow, China, que tuvo valores similares (Tabla 3). Esta similitud puede resultar de una mayor representatividad espacial de muestreo, ya que ambos estudios contaron con mediciones en ordenes menores y desembocadura. Es posible que los tributarios alcalinos del río Yellow, que drenan varias provincias con formaciones montañosas de tipo kárstico y una precipitación estacional con una temporada lluviosa (ver Ran et al. 2013), contribuyeron en la similitud.

Tabla 3 Comparación de la presión parcial ($p\text{CO}_2$, μatm) y flujo (F_{CO_2} , $\text{mmol, m}^{-2} \text{d}^{-1}$) de CO_2 media en redes fluviales drenando zonas con calcáreas y kársticas. Los valores indican la media \pm desviación estándar y el rango entre paréntesis. [MT: monzónico tropical; MS: monzónico tropical; CS: continental subtropical; T: templado; S: Subtropical; K: influencia de ambientes kársticos; C: influencia de ambientes calcáreos; M: influencia de ambientes mixtos (kársticos y no kársticos)].

Río/red fluvial	Clima	Relieve	$p\text{CO}_2$			F_{CO_2}		
			General	TL	TS	General	TL	TS
Río Usumacinta ^a	MT	K	2019 \pm 589	1954 \pm 599	2096 \pm 596	520 \pm 411	531 \pm 485	500 \pm 251
Río Guijiang ^b	MS	K	1866(727–6580)	1460	5162	84	36	211
Río Tigris ^c	CS	K	1277 \pm 1883	1005	1659	108		
Río Longchuan ^d	MS	C		1734 \pm 1648	1497 \pm 1415	443–514	445–629	310–395
Río Mississippi bajo ^e	S			2140 \pm 179	888 \pm 124		\approx 225–270	\approx 35–45
Red fluvial Usumacinta ^a	MT	K	2041 \pm 1146	2097 \pm 1262	1971 \pm 995	990 \pm 1550	510 \pm 563	1580 \pm 2097
Red fluvial Wujiang ^f	MS	K	620 \pm 1029	83 \pm 163	1550 \pm 1787	154 \pm 773	738 \pm 1455	–93 \pm 61
Tributarios del río Wujiang ^g	MS	K		631–1000(158–5012)				
Red fluvial Yangtze ^h	MS	M	1002 \pm 166–2035 \pm 220					
Red fluvial Yellow ⁱ	T	K	2810 \pm 1985			856 \pm 409	–50 \pm 26– 1521 \pm 503	393 \pm 204– 810 \pm 344

Valores tomados de: ^a Este estudio (los valores del río Usumacinta son del cauce principal y sin influencia de la cuña salina); ^b Liu et al. (2021); ^c (Varol and Li 2017); ^d Ni et al. (2020); ^e (Reiman and Xu 2018); ^f Ni y Li (2022); ^g Chen et al. (2021); ^h (Liu et al. 2017a); ⁱ (Ran et al. 2015).

Los promedios de la $p\text{CO}_2$ en los sitios mostraron diferencias de un orden de magnitud en ambas temporadas (lluvias: 585–4,329 μatm ; secas: 50–1,980 μatm ; Tabla 2) a lo largo de la red fluvial del río Usumacinta, la mayoría por encima del equilibrio con la $p\text{CO}_2$ atmosférica (lluvias: ≈ 406 ; secas: ≈ 411 μatm), como se ha observado en varios ríos a nivel mundial (Raymond et al. 2013). Esta sobresaturación provocó la evasión de CO_2 en casi toda la red fluvial. Estimaciones recientes señalan que el promedio global de la $p\text{CO}_2$ en ríos es 2,400 μatm , con el 90 % de los valores entre 2,019 (P_5) y 2,826 μatm (P_{95} ; Lauerwald et al. 2015). La $p\text{CO}_2$ promedio registrada en la temporada de lluvias en el río Usumacinta coincide con la parte inferior de este rango, mientras que el promedio en la temporada de secas es ligeramente menor, lo cual puede ser consecuencia de las condiciones kársticas y amortiguamiento de las entradas terrestres de CO_2 (Zhang et al. 2017), especialmente en la temporada de secas cuando el río se vuelve más alcalino (Soria 2020). Otro aspecto que puede explicar esta ligera diferencia es el cambio hacia condiciones autotróficas en la temporada de secas (ver Clor–a; Figura 1). La producción primaria puede consumir y reducir C inorgánico incluso en sistemas con amortiguamiento de carbonatos como los sistemas kársticos (Wang et al. 2020; Zhao et al. 2020).

Conclusiones

En contraste con el limitado procesamiento del COD reportado en otros sistemas de latitudes mayores, el transporte del COD fue activo en gran parte de la red fluvial del Usumacinta de acuerdo con el cambio de la concentración de COD observado en diferentes tramos. Especialmente, la respiración fue clave en este patrón. No obstante, y a pesar de que se reconocieron condiciones menos favorables (p. ej., mayor velocidad de la corriente y menor temperatura) para la actividad metabólica en la temporada de lluvias, la red fluvial no presentó cambios entre temporadas con respecto al tipo de transporte de COD (pasivo y procesamiento activo) en los diferentes tramos de la red fluvial del Usumacinta.

La producción de CO_2 derivada del metabolismo acuático dependió de la temporada hidrológica, siendo más importante en la temporada de lluvias como se anticipó. No obstante, los cambios de $p\text{CO}_2$ y FCO_2 en el río no estuvieron relacionados con el procesamiento activo del COD en ninguna temporada debido a que otros procesos relacionados con la litología de la cuenca y disociación de las especies inorgánicas de C pueden impactar el transporte del COD,

especialmente en la temporada de secas. Incluso, la evasión de CO₂ inmediatamente después de su producción observada en la relación directa entre $\Delta p\text{CO}_2$ y ΔCOD pudo influir la relación de $p\text{CO}_2$ y el procesamiento activo del COD. Específicamente, los ríos sub-tributarios y tributarios en la cuenca media del río Usumacinta mostraron una variación mayor en la magnitud y sentido del intercambio acuático-atmosférico de CO₂. Por lo que la cuenca media debe tener funciones diferentes en el balance de C que el resto de la red fluvial, como una alternancia de la movilización de C entre los grandes compartimentos biogeoquímicos (p. ej. terrestre y atmosférico). Por lo tanto, las heterogeneidades espaciales del relieve, elevación y cambio de uso de suelo regularon en mayor medida el flujo y la evasión del CO₂ acuático comparado con la variación temporal.

Referencias

- Abril, G., J. M. Martinez, L. F. Artigas, and others. 2014. Amazon River carbon dioxide outgassing fuelled by wetlands. *Nature* 505: 395–398. doi:10.1038/nature12797
- Alin, S. R., M. F. F. L. Rasera, C. I. Salimon, J. E. Richey, G. W. Holtgrieve, A. V. Krusche, and A. Snidvongs. 2011. Physical controls on carbon dioxide transfer velocity and flux in low-gradient river systems and implications for regional carbon budgets controls on carbon dioxide transfer velocity and flux in low-gradient river systems and implications for regional car. *J. Geophys. Res* 116: 1009. doi:10.1029/2010JG001398
- Amado, A. M., F. Meirelles-Pereira, L. O. Vidal, H. Sarmento, A. L. Suhett, V. F. Farjalla, J. B. Cotner, and F. Roland. 2013. Tropical freshwater ecosystems have lower bacterial growth efficiency than temperate ones. *Front Microbiol* 4. doi:10.3389/fmicb.2013.00167
- Amado, A. M., and F. Roland. 2017. Editorial: Microbial Role in the Carbon Cycle in Tropical Inland Aquatic Ecosystems. *Front Microbiol* 8: 20. doi:10.3389/fmicb.2017.00020
- Amiotte Suchet, P., J.-L. Probst, and W. Ludwig. 2003. Worldwide distribution of continental rock lithology: Implications for the atmospheric/soil CO₂ uptake by continental weathering and alkalinity river transport to the oceans. *Global Biogeochem Cycles* 17: n/a-n/a. doi:10.1029/2002GB001891
- Anderson, L. G., D. R. Turner, M. Wedborg, and D. Dyrssen. 2007. Determination of total alkalinity and total dissolved inorganic carbon, p. 127–148. In *Methods of Seawater Analysis*. Wiley-VCH Verlag GmbH.
- Arar, E. J., and G. B. Collins. 1997. Method 445.0 In Vitro Determination of Chlorophyll a and Pheophytin in Marine and Freshwater Algae by Fluorescence.
- Battin, T. J., L. A. Kaplan, S. Findlay, C. S. Hopkinson, E. Marti, A. I. Packman, J. D. Newbold, and F. Sabater. 2008. Biophysical controls on organic carbon fluxes in fluvial networks. *Nat Geosci* 1: 95–100. doi:10.1038/ngeo101
- Battin, T. J., S. Luyssaert, L. A. Kaplan, A. K. Aufdenkampe, A. Richter, and L. J. Tranvik. 2009. The boundless carbon cycle. *Nat Geosci* 2: 598–600. doi:10.1038/ngeo618
- Bauer, J. E., and T. S. Bianchi. 2011. Dissolved Organic Carbon Cycling and Transformation, p. 7–67. In E. Wolanski and D.S. McLusky [eds.], *Treatise on Estuarine and Coastal Science*. Elsevier.

- Benke, A. 2009. Streams and Rivers of North America : Western , Northern and Mexican Basins, p. 414–424. In G.E. Likens [ed.], *Encyclopedia of Inland Waters*. Elsevier.
- Benke, A., and C. Cushing. 2005. *RIVERS OF NORTH AMERICA*, 1st ed. A. Benke and C. Cushing [eds.]. Academic Press.
- Berggren, M., H. Laudon, M. Haei, L. Ström, and M. Jansson. 2010. Efficient aquatic bacterial metabolism of dissolved low-molecular-weight compounds from terrestrial sources. *ISME J* 4: 408–16. doi:10.1038/ismej.2009.120
- Bianchi, T. S., F. Garcia-Tigreros, S. A. Yvon-Lewis, and others. 2013. Enhanced transfer of terrestrially derived carbon to the atmosphere in a flooding event. *Geophys Res Lett* 40: 116–122. doi:10.1029/2012GL054145
- Bisson, P. A., D. R. Montgomery, and J. M. Buffington. 2017. Valley Segments, Stream Reaches, and Channel Units, p. 21–47. In *Methods in Stream Ecology*, Volume 1. Elsevier.
- Bodmer, P., M. Heinz, M. Pusch, G. Singer, and K. Premke. 2016. Carbon dynamics and their link to dissolved organic matter quality across contrasting stream ecosystems. *Science of The Total Environment* 553: 574–586. doi:10.1016/J.SCITOTENV.2016.02.095
- Borges, A. V., G. Abril, F. Darchambeau, C. R. Teodoru, J. Deborde, L. O. Vidal, T. Lambert, and S. Bouillon. 2015. Divergent biophysical controls of aquatic CO₂ and CH₄ in the World's two largest rivers. *Sci Rep* 5: 15614. doi:10.1038/srep15614
- Borges, A. V., F. Darchambeau, T. Lambert, and others. 2018. Effects of agricultural land use on fluvial carbon dioxide, methane and nitrous oxide concentrations in a large European river, the Meuse (Belgium). *Science of The Total Environment* 610–611: 342–355. doi:10.1016/J.SCITOTENV.2017.08.047
- Butman, D., and P. A. Raymond. 2011. Significant efflux of carbon dioxide from streams and rivers in the United States. *Nat Geosci* 4: 839–842. doi:10.1038/ngeo1294
- Campeau, A., M. B. Wallin, R. Giesler, S. Löfgren, C.-M. Mörrth, S. Schiff, J. J. Venkiteswaran, and K. Bishop. 2017. Multiple sources and sinks of dissolved inorganic carbon across Swedish streams, refocusing the lens of stable C isotopes. *Sci Rep* 7: 9158. doi:10.1038/s41598-017-09049-9
- Camprubí, A. 2016. El Boletín en 2016. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 68: iii–v. doi:10.18268/BSGM2016v68n3e3
- Casas-Ruiz, J. P., N. Catalán, L. Gómez-Gener, and others. 2017. A tale of pipes and reactors: Controls on the in-stream dynamics of dissolved organic matter in rivers. *Limnol Oceanogr* 62: S85–S94. doi:10.1002/lno.10471
- Catalán, N., R. Marcé, D. N. Kothawala, and Lars. J. Tranvik. 2016. Organic carbon decomposition rates controlled by water retention time across inland waters. *Nat Geosci* 9: 501–504. doi:10.1038/ngeo2720
- Chen, S., J. Zhong, S. Li, L. Ran, W. Wang, S. Xu, Z. Yan, and S. Xu. 2021. Multiple controls on carbon dynamics in mixed karst and non-karst mountainous rivers, Southwest China, revealed by carbon isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\Delta^{14}\text{C}$). *Science of The Total Environment* 791: 148347. doi:10.1016/j.scitotenv.2021.148347
- Cole, J. J., Y. T. Prairie, N. F. Caraco, and others. 2007. Plumbing the Global Carbon Cycle: Integrating Inland Waters into the Terrestrial Carbon Budget. *Ecosystems* 10: 172–185. doi:10.1007/s10021-006-9013-8
- DelDuco, E. M., and Y. J. Xu. 2019. Dissolved carbon transport and processing in North America's largest swamp river entering the Northern Gulf of Mexico. *Water (Switzerland)* 11. doi:10.3390/w11071395

- Demars, B. O. L., N. Friberg, and B. Thornton. 2020. Pulse of dissolved organic matter alters reciprocal carbon subsidies between autotrophs and bacteria in stream food webs. *Ecol Monogr* 90: 1–20. doi:10.1002/ecm.1399
- Demars, B. O. L., J. Thompson, and J. R. Manson. 2015. Stream metabolism and the open diel oxygen method: Principles, practice, and perspectives. *Limnol Oceanogr Methods* 13: 356–374. doi:10.1002/lom3.10030
- Diamond, J. S., S. Bernal, A. Boukra, M. J. Cohen, D. Lewis, M. Masson, F. Moatar, and G. Pinay. 2021. Stream network variation in dissolved oxygen: Metabolism proxies and biogeochemical controls. *Ecol Indic* 131: 1470–160. doi:10.1016/j.ecolind.2021.108233
- Díaz Gallegos, J. R., J.-F. Mas, A. Velázquez, J. R. Díaz-Gallegos, J.-F. Mas, and A. Velázquez. 2010. Trends of tropical deforestation in Southeast Mexico. *Singap J Trop Geogr* 31: 180–196. doi:10.1111/j.1467-9493.2010.00396.x
- Dickson, A. G., and F. J. Millero. 1987. A comparison of the equilibrium constants for the dissociation of carbonic acid in seawater media. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 34: 1733–1743. doi:10.1016/0198-0149(87)90021-5
- Drake, T. W., P. A. Raymond, and R. G. M. Spencer. 2018. Terrestrial carbon inputs to inland waters: A current synthesis of estimates and uncertainty. *Limnol Oceanogr Lett* 3: 132–142. doi:10.1002/lol2.10055
- Duvert, C., M. Bossa, K. J. Tyler, J. G. Wynn, N. C. Munksgaard, M. I. Bird, S. A. Setterfield, and L. B. Hutley. 2019. Groundwater-Derived DIC and Carbonate Buffering Enhance Fluvial CO₂ Evasion in Two Australian Tropical Rivers. *J Geophys Res Biogeosci* 124: 312–327. doi:10.1029/2018JG004912
- Duvert, C., D. E. Butman, A. Marx, O. Ribolzi, and L. B. Hutley. 2018. CO₂ evasion along streams driven by groundwater inputs and geomorphic controls. *Nat Geosci* 11: 813–818. doi:10.1038/s41561-018-0245-y
- Galy, V., C. France-Lanord, and B. Lartiges. 2008. Loading and fate of particulate organic carbon from the Himalaya to the Ganga-Brahmaputra delta. doi:10.1016/j.gca.2008.01.027
- González Villela, R., and M. J. Montero Martínez. 2018. Effects of climate change on water availability for the Usumacinta River Environmental Flow (Mexico). *International Journal of Sustainable Development and Planning* 13: 469–481. doi:10.2495/SDP-V13-N3-469-481
- Grodsky, S. A., and J. A. Carton. 2003. The Intertropical Convergence Zone in the South Atlantic and the Equatorial Cold Tongue. *J Clim* 16: 723–733. doi:10.1175/1520-0442(2003)016<0723:TICZIT>2.0.CO;2
- Gu, S., S. Li, and I. R. Santos. 2022. Anthropogenic land use substantially increases riverine CO₂ emissions. *Journal of Environmental Sciences* 118: 158–170. doi:10.1016/J.JES.2021.12.040
- Hotchkiss, E. R., R. O. Hall Jr, R. A. Sponseller, D. Butman, J. Klaminder, H. Laudon, M. Rosvall, and J. Karlsson. 2015. Sources of and processes controlling CO₂ emissions change with the size of streams and rivers. *Nat Geosci* 8: 696–699. doi:10.1038/ngeo2507
- Hudson, P. F., D. A. Hendrickson, A. C. Benke, A. Varela-Romero, R. Rodiles-Hernández, and W. L. Minckley. 2005. RIVERS OF MEXICO, p. 1030–1084. In A. Benke and C. Cushing [eds.], *Rivers of North America*. Elsevier.
- Kalff, J. 2002. *Limnology : inland water ecosystems*, 2nd ed. T. Ryu and J. Hakim [eds.]. Prentice Hall.
- Keller, C. K. 2019. Carbon Exports from Terrestrial Ecosystems: A Critical-Zone Framework. *Ecosystems* 1–15. doi:10.1007/s10021-019-00375-9

- de la Maza, J. 2015. Caracterización de la subcuenca del Lacantún, p. 79–83. In J. Carabias, J. De La Maza, R. Cadena, and (Coordinadores) [eds.], *Conservación y desarrollo sustentable de la Selva Lacandona*. Natura y Ecosistemas Mexicanos, A.C.
- Lambert, T., C. R. Teodoru, F. C. Nyoni, S. Bouillon, F. Darchambeau, P. Massicotte, and A. V Borges. 2016. Along-stream transport and transformation of dissolved organic matter in a large tropical river. *Biogeosciences* 13: 2727–2741. doi:10.5194/bg-13-2727-2016
- Lauerwald, R., G. G. Laruelle, J. Hartmann, P. Ciais, and P. A. G. Regnier. 2015. Spatial patterns in CO₂ evasion from the global river network. *Global Biogeochem Cycles* 29: 534–554. doi:10.1002/2014GB004941
- Lázaro-Vázquez, A., M. M. Castillo, A. Jarquín-Sánchez, L. Carrillo, and K. A. Capps. 2018. Temporal changes in the hydrology and nutrient concentrations of a large tropical river: Anthropogenic influence in the Lower Grijalva River, Mexico. *River Res Appl* 34: 649–660. doi:10.1002/rra.3301
- Leng, P., Z. Li, Q. Zhang, M. Koschorreck, F. Li, Y. Qiao, and J. Xia. 2023. Deciphering large-scale spatial pattern and modulators of dissolved greenhouse gases (CO₂, CH₄, and N₂O) along the Yangtze River, China. *J Hydrol (Amst)* 623: 129710. doi:10.1016/j.jhydrol.2023.129710
- Li, M., C. Peng, M. Wang, W. Xue, K. Zhang, K. Wang, G. Shi, and Q. Zhu. 2017. The carbon flux of global rivers: A re-evaluation of amount and spatial patterns. *Ecol Indic* 80: 40–51. doi:10.1016/j.ecolind.2017.04.049
- Li, M., C. Peng, K. Zhang, and others. 2021. Headwater stream ecosystem: an important source of greenhouse gases to the atmosphere. *Water Res* 190: 116738. doi:10.1016/j.watres.2020.116738
- Li, S., F. Wang, T. Zhou, T. Cheng, and B. Wang. 2018. Carbon dioxide emissions from cascade hydropower reservoirs along the Wujiang River, China. *Inland Waters* 8: 157–166. doi:10.1080/20442041.2018.1442040
- Liu, J., J. Zhong, S. Chen, S. Xu, and S. L. Li. 2021. Hydrological and biogeochemical controls on temporal variations of dissolved carbon and solutes in a karst river, South China. *Environ Sci Eur* 33. doi:10.1186/S12302-021-00495-X
- Liu, S., X. X. Lu, X. Xia, X. Yang, and L. Ran. 2017a. Hydrological and geomorphological control on CO₂ outgassing from low-gradient large rivers: An example of the Yangtze River system. *J Hydrol (Amst)* 550: 26–41. doi:10.1016/j.jhydrol.2017.04.044
- Liu, S., X. X. Lu, X. Xia, X. Yang, and L. Ran. 2017b. Hydrological and geomorphological control on CO₂ outgassing from low-gradient large rivers: An example of the Yangtze River system. *J Hydrol (Amst)* 550: 26–41. doi:10.1016/J.JHYDROL.2017.04.044
- Liu, S., and P. A. Raymond. 2018. Hydrologic controls on pCO₂ and CO₂ efflux in US streams and rivers. *Limnol Oceanogr Lett* 3: 428–435. doi:10.1002/lol2.10095
- Marescaux, A., V. Thieu, and J. Garnier. 2018. Carbon dioxide, methane and nitrous oxide emissions from the human-impacted Seine watershed in France. *Science of The Total Environment* 643: 247–259. doi:10.1016/J.SCITOTENV.2018.06.151
- Marescaux, A., V. Thieu, A. Vieira Borges, and J. Garnier. Seasonal and spatial variability of the partial pressure of carbon dioxide in the human-impacted Seine River in France. doi:10.1038/s41598-018-32332-2
- Marshall, J. S. 2007. The Geomorphology and Physiographic Provinces of Central America, p. 1–51. In Jochen Bundschuh and G.E. Alvarado Induni [eds.], *Central America : geology, resources and hazards*. Taylor & Francis.

- Marx, A., J. Dusek, J. Jankovec, M. Sanda, T. Vogel, R. van Geldern, J. Hartmann, and J. A. C. Barth. 2017. A review of CO₂ and associated carbon dynamics in headwater streams: A global perspective. *Reviews of Geophysics* 55: 560–585. doi:10.1002/2016RG000547
- Meybeck, M. 2005. Origins and Behaviors of Carbon Species in World Rivers, p. 209–238. In E.J. Roose, R. Lal, C. Feller, B. Barthes, and B.A. Stewart [eds.], *Soil Erosion and Carbon Dynamics*. CRC Press.
- Millero, F. J. 1979. The thermodynamics of the carbonate system in seawater. *Geochim Cosmochim Acta* 43: 1651–1661. doi:10.1016/0016-7037(79)90184-4
- Millero, F. J. 2010. Carbonate constants for estuarine waters. *Mar Freshw Res* 61: 139–142. doi:10.1071/MF09254
- Morán-Zenteno, D. J., G. Tolson, R. G. Martínez-Serrano, and others. 1999. Tertiary arc-magmatism of the Sierra Madre del Sur, Mexico, and its transition to the volcanic activity of the Trans-Mexican Volcanic Belt. *J South Am Earth Sci* 12: 513–535. doi:10.1016/S0895-9811(99)00036-X
- Muñoz Arriola, F., J. H. Salgado Rabadán, H. M. Rocchiccioli, S. Shrraddnnand, A. Güitrón De los Reyes, and R. Lobato Sánchez. 2011. Hidrología Superficial en la Cuenca del Río Grijalva: Calibración del modelo hidrológico de capacidad de infiltración variable (VIC). *Aqua-LAC* 3: 68–79. doi:10.29104/phi-aqualac/2011-v3-1-09
- Muñoz-Salinas, E., and M. Castillo. 2015. Streamflow and sediment load assessment from 1950 to 2006 in the Usumacinta and Grijalva Rivers (Southern Mexico) and the influence of ENSO. *Catena (Amst)* 127: 270–278.
- Muñoz-Salinas, E., M. Castillo, D. Sanderson, T. Kinnaird, and E. Cruz-Zaragoza. 2016. Using three different approaches of OSL for the study of young fluvial sediments at the coastal plain of the Usumacinta-Grijalva River Basin, southern Mexico. *Earth Surf Process Landf* 41: 823–834. doi:10.1002/esp.3880
- Ni, M., and S. Li. 2022. Dynamics and internal links of dissolved carbon in a karst river system: Implications for composition, origin and fate. *Water Res* 226: 119289. doi:10.1016/j.watres.2022.119289
- Ni, M., J. Luo, and S. Li. 2020. Dynamic controls on riverine pCO₂ and CO₂ outgassing in the Dry-hot Valley Region of Southwest China. *Aquat Sci* 82: 12. doi:10.1007/s00027-019-0685-5
- Palmer, S. M., C. D. Evans, P. J. Chapman, and others. 2016. Sporadic hotspots for physico-chemical retention of aquatic organic carbon: from peatland headwater source to sea. *Aquat Sci* 78: 491–504. doi:10.1007/S00027-015-0448-X/TABLES/5
- Palomeque de La Cruz, M. A., and A. G. Alcántara. 2008. Análisis del cambio de uso de suelo y las actividades productivas en el parque estatal Cañón del Usumacinta en Tenosique, Tabasco. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.
- Palomeque-De la Cruz, M. Á., A. Galindo-Alcántara, M. J. Escalona-Maurice, and others. 2017. Analysis of land use change in an urban ecosystem in the drainage area of the Grijalva river, Mexico. *Revista Chapingo serie ciencias forestales y del ambiente* 23: 105–120. doi:10.5154/R.RCHSCFA.2016.03.018
- Pawlowicz, R., and R. Feistel. 2012. Limnological applications of the thermodynamic equation of Seawater 2010 (TEOS-10). *Limnol Oceanogr Methods* 10: 853–867. doi:10.4319/lom.2012.10.853
- Pawson, R. R., M. G. Evans, and T. E. H. A. Allott. 2012. Fluvial carbon flux from headwater peatland streams: Significance of particulate carbon flux. *Earth Surf Process Landf* 37: 1203–1212. doi:10.1002/esp.3257

- Pierrot, D., E. Lewis, and D. W. R. Wallace. 2011. MS Excel Program Developed for CO₂ System Calculations. doi:10.3334/CDIAC/otg.CO2SYS_XLS_CDIAC105a
- Ran, L., X. X. Lu, H. Sun, J. Han, R. Li, and J. Zhang. 2013. Spatial and seasonal variability of organic carbon transport in the Yellow River, China. *J Hydrol (Amst)* 498: 76–88. doi:10.1016/j.jhydrol.2013.06.018
- Ran, L., X. X. Lu, H. Yang, L. Li, R. Yu, H. Sun, and J. Han. 2015. CO₂ outgassing from the Yellow River network and its implications for riverine carbon cycle. *J Geophys Res Biogeosci* 120: 1334–1347. doi:10.1002/2015JG002982
- Raymond, P. A., J. Hartmann, R. Lauerwald, and others. 2013. Global carbon dioxide emissions from inland waters. *Nature* 503: 355–359. doi:10.1038/nature12760
- Raymond, P. A., J. E. Saiers, and W. V. Sobczak. 2016. Hydrological and biogeochemical controls on watershed dissolved organic matter transport: pulse-shunt concept. *Ecology* 97: 5–16. doi:10.1890/14-1684.1
- Raymond, P. A., and R. G. M. Spencer. 2015. Riverine DOM, p. 509–533. In *Biogeochemistry of Marine Dissolved Organic Matter: Second Edition*. Elsevier Inc.
- Raymond, P. A., C. J. Zappa, D. Butman, and others. 2012. Scaling the gas transfer velocity and hydraulic geometry in streams and small rivers. *Limnology and Oceanography: Fluids and Environments* 2: 41–53. doi:10.1215/21573689-1597669
- Reiman, J. H., and Y. J. Xu. 2018. Diel Variability of pCO₂ and CO₂ Outgassing from the Lower Mississippi River: Implications for Riverine CO₂ Outgassing Estimation. *Water* 2019, Vol. 11, Page 43 11: 43. doi:10.3390/W11010043
- Saavedra Guerrero, Arístides., D. M. López López, and L. A. Castellanos Fajardo. 2015. Descripción del medio físico de la cuenca media del río Usumacinta en México, p. 19–34. In J. Carabias, J. De La Maza, R. Cadena, and (Coordinadores) [eds.], *Conservación y desarrollo sustentable en la Selva Lacandona. 25 años de actividades y experiencias*. Natura y Ecosistemas Mexicanos, A.C.
- Sellers, T., and P. A. Bukaveckas. 2003. Phytoplankton production in a large, regulated river: A modeling and mass balance assessment.
- SMN. 2021. Estaciones Meteorológicas Automáticas (EMA's). Estaciones Meteorológicas Automáticas (EMAS) del servicio meteorológico nacional.
- Soria, I. R. 2020. Dinámica de la presión parcial de CO₂ a lo largo del río Usumacinta, México. *Programa Mexicano del Carbono* 2020. 89–97.
- Soria-Reinoso, I., J. Alcocer, S. Sánchez-Carrillo, F. García-Oliva, D. Cuevas-Lara, D. Cortés-Guzmán, and L. A. Oseguera. 2022. The Seasonal Dynamics of Organic and Inorganic Carbon along the Tropical Usumacinta River Basin (Mexico). *Water (Switzerland)* 14. doi:10.3390/w14172703
- Stets, E. G., D. Butman, C. P. McDonald, S. M. Stackpoole, M. D. DeGrandpre, and R. G. Striegl. 2017. Carbonate buffering and metabolic controls on carbon dioxide in rivers. *Global Biogeochem Cycles* 31: 663–677. doi:10.1002/2016GB005578
- Syvitski, J. P. M., S. Cohen, A. J. Kettner, and G. R. Brakenridge. 2014. How important and different are tropical rivers?-An overview. *Geomorphology* 227: 5–17. doi:10.1016/j.geomorph.2014.02.029

- Syvitski, J. P. M., and J. D. Milliman. 2007. Geology, Geography, and Humans Battle for Dominance over the Delivery of Fluvial Sediment to the Coastal Ocean. *J Geol* 115: 1–19. doi:10.1086/509246
- Takaki, Y., K. Hattori, and Y. Yamashita. 2022. Factors Controlling the Spatial Distribution of Dissolved Organic Matter With Changes in the C/N Ratio From the Upper to Lower Reaches of the Ishikari River, Japan. *Front Earth Sci (Lausanne)* 10. doi:10.3389/feart.2022.826907
- Tamooh, F., A. V. Borges, F. J. R. Meysman, K. Van Den Meersche, F. Dehairs, R. Merckx, and S. Bouillon. 2013. Dynamics of dissolved inorganic carbon and aquatic metabolism in the Tana River basin, Kenya. *Biogeosciences* 10: 6911–6928. doi:10.5194/BG-10-6911-2013
- They, N. H., A. M. Amado, and J. B. Cotner. 2017. Redfield Ratios in Inland Waters: Higher Biological Control of C:N:P Ratios in Tropical Semi-arid High Water Residence Time Lakes. *Front Microbiol* 8: 1505. doi:10.3389/fmicb.2017.01505
- Vannote, R. L., G. W. Minshall, K. W. Cummins, J. R. Sedell, and C. E. Cushing. 1980. The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 130–137. doi:10.1139/f80-017
- Varol, M., and S. Li. 2017. Biotic and abiotic controls on CO₂ partial pressure and CO₂ emission in the Tigris River, Turkey. *Chem Geol* 449: 182–193. doi:10.1016/j.chemgeo.2016.12.003
- Voss, M., E. Asmala, I. Bartl, and others. 2021. Origin and fate of dissolved organic matter in four shallow Baltic Sea estuaries. *Biogeochemistry* 154: 385–403. doi:10.1007/s10533-020-00703-5
- Wang, W.-F., S.-L. Li, J. Zhong, S. C. Maberly, C. Li, F.-S. Wang, H.-Y. Xiao, and C.-Q. Liu. 2020. Climatic and anthropogenic regulation of carbon transport and transformation in a karst river-reservoir system. *Science of the Total Environment* 707: 135628. doi:10.1016/j.scitotenv.2019.135628
- Ward, N. D., T. S. Bianchi, P. M. Medeiros, M. Seidel, J. E. Richey, R. G. Keil, and H. O. Sawakuchi. 2017. Where Carbon Goes When Water Flows: Carbon Cycling across the Aquatic Continuum. *Front Mar Sci* 4. doi:10.3389/fmars.2017.00007
- Ward, N. D., A. V. Krusche, H. O. Sawakuchi, and others. 2015. The compositional evolution of dissolved and particulate organic matter along the lower Amazon River-Óbidos to the ocean. *Mar Chem* 177: 244–256. doi:10.1016/j.marchem.2015.06.013
- Ward, N. D., H. O. Sawakuchi, V. Neu, and others. 2018. Velocity-amplified microbial respiration rates in the lower Amazon River. *Limnol Oceanogr Lett* 3: 265–274. doi:10.1002/LOL2.10062
- Webb, J. R., I. R. Santos, D. T. Maher, and K. Finlay. 2019. The Importance of Aquatic Carbon Fluxes in Net Ecosystem Carbon Budgets: A Catchment-Scale Review. *Ecosystems* 22: 508–527. doi:10.1007/s10021-018-0284-7
- West, R. C., P. Psuty, and B. Thom. 1985. Las Tierras Bajas de Tabasco en el Sureste de México: Gobierno del Estado de Tabasco, México.
- Wiegner, T. N., R. L. Tubal, and R. A. MacKenzie. 2009. Bioavailability and export of dissolved organic matter from a tropical river during base- And stormflow conditions. *Limnol Oceanogr* 54: 1233–1242. doi:10.4319/lo.2009.54.4.1233
- Wollheim, W. M., R. J. Stewart, G. R. Aiken, K. D. Butler, N. B. Morse, and J. Salisbury. 2015. Removal of terrestrial DOC in aquatic ecosystems of a temperate river network. *Geophys Res Lett* 42: 6671–6679. doi:10.1002/2015GL064647

- Zeng, F.-W., and C. A. Masiello. 2010. Sources of CO₂ evasion from two subtropical rivers in North America. *Biogeochemistry* 100: 211–225. doi:10.1007/s10533-010-9417-6
- Zhang, T., J. Li, J. Pu, and others. 2017. River sequesters atmospheric carbon and limits the CO₂ degassing in karst area, southwest China. *Science of The Total Environment* 609: 92–101. doi:10.1016/J.SCITOTENV.2017.07.143
- Zhao, H., Q. Xiao, C. Zhang, Q. Zhang, X. Wu, S. Yu, Y. Miao, and Q. Wang. 2020. Transformation of DIC into POC in a karst river system: evidence from $\delta^{13}\text{C}$ DIC and $\delta^{13}\text{C}$ POC in Lijiang, Southwest China. *Environ Earth Sci* 79: 295. doi:10.1007/s12665-020-09039-7

5. Discusión general

El efecto de la precipitación y descarga de agua en la cantidad del C transportado en los ríos está bien documentado. Diversas cuencas del mundo muestran un aumento en la exportación del C, especialmente en la forma orgánica, durante periodos de precipitación intensa (Ludwig and Probst 1998; Meybeck 2005; Li et al. 2017). Las cuencas tropicales usualmente presentan estos aumentos porque son reguladas hidrológicamente por los patrones de la precipitación derivados del movimiento de la zona de convergencia intertropical (Lewis 2008). En este sentido, la variación de la concentración del COP, CIP COD y CID que se observó en la mayoría de los sitios de muestreo, en diferentes tramos y a lo largo del sistema fluvial del río Usumacinta coincide con el comportamiento estacional de los ambientes tropicales.

La respuesta de la concentración del C al cambio hidrológico estacional puede reflejar diferencias en la composición y origen del C (Keller 2019; Casas-Ruiz et al. 2020). Por ejemplo, zonas con más de 130 m s.n.m., 10 % de pendiente y 90 % de cobertura de bosques mostraron un aumento considerable de la concentración del C particulado alóctono en la TL ocasionado por la erosión y exportación de sólidos suspendidos en la cuenca (Syvitski et al. 2014; Tao et al. 2018; Shi et al. 2018). Estos patrones dependieron de la escala espacial, especialmente para el COP (Tabla 5 del capítulo I), debido posiblemente a un cambio en el origen del C. De acuerdo la proporción de C orgánico y clorofila a en los SST y COP y el $\delta^{13}\text{C}$, existe 1) un aumento del C derivado de la erosión de la vegetación y suelo en ambientes terrestres en la temporada de lluvias, especialmente en la subcuenca Lacantún (M1–M5; Figura 4 del capítulo II), y 2) un aumento del C derivado de productores primarios en la temporada de secas, especialmente en la cuenca baja. Ambos escenarios concuerdan con el cambio temporal de la concentración y origen del COP reportado en otros ríos tropicales (Mbaye et al. 2016; Ziegler et al. 2016). Además, las llanuras de inundación y humedales en la cuenca baja retuvieron C alóctono en la temporada de lluvias y suministraron C autóctono en la temporada de secas, confirmando el papel crucial de los humedales en el balance regional del COP (Moreira-Turcq et al. 2003; Lewis 2008; Ward et al. 2017).

El cambio estacional de la concentración del COD y CID fue opuesto, esto es, con valores altos de COD y bajos de CID en la temporada de lluvias y viceversa, y tuvo una intensificación en las

tierras de cultivo y humedales como se observa en las correlaciones de las razones TL/TS (Tabla 5 del capítulo II), lo cual sugiere que los procesos metabólicos representados por cambios en la concentración del COD influyen estacionalmente en la dinámica fluvial del C disuelto. Ambientes con menor pendiente pueden aumentar el tiempo de residencia y la oportunidad de reacción de la materia orgánica (They et al. 2017; Casas-Ruiz et al. 2017). Subsecuentemente, la materia orgánica es degradada a COD y exportada hacia los ríos en la temporada con mayor escorrentía (Lauerwald et al. 2012; Moreira-Turcq et al. 2013; Strohmeier et al. 2013). Estas condiciones coinciden con los sitios que drenan áreas con un porcentaje de humedales considerable y poca pendiente en la cuenca del río Usumacinta (Tabla 2 y Tabla 5). Asimismo, el aumento de CID en la temporada de secas coincide con el aumento de CID reportado en otros ríos. Este aumento puede reflejar el ingreso de concentraciones de CO_2 y HCO_3^- altas en el agua subterránea originadas posiblemente de la respiración de la flora vascular y microbiota de los suelos durante flujos de agua bajos (Shin et al. 2011; Keller 2019; Nkoue Ndong et al. 2021), especialmente en zonas de cultivos (Juhlke et al. 2019; Chen et al. 2021). En este sentido, las subcuencas que cuentan con una extensión mayor de cultivos y de humedales representan ambientes relevantes en el transporte y balance de C, especialmente considerando el cambio hidrológico en la cuenca.

Aunque la respuesta del procesamiento del C al cambio hidrológico estacional en las redes fluviales ha sido poco estudiada, recientemente se ha identificado el efecto de la hidrología como un mecanismo de control de la composición y procesamiento de la materia orgánica (Raymond et al. 2016; Maranger et al. 2018). A este respecto, los capítulos III y IV abordaron el efecto del contraste hidrológico en el procesamiento de la MOD en diferentes escalas. El capítulo III demostró que la mineralización potencial del COD por parte de la actividad plantónica microbiana es mayor en la temporada de secas, especialmente en la subcuenca Lacantún. A su vez, el capítulo IV identificó que la producción de CO_2 en la temporada de lluvias está relacionada con la actividad metabólica y degradación del COD a través de la red fluvial. Aunque los resultados en ambos capítulos mostraron patrones espaciales y temporales distintos en el procesamiento de COD y producción de CO_2 , la relación de la mineralización potencial del C con la composición elemental (i.e., alto contenido de C; Figura 4 del capítulo III) y la correlación de la pCO_2 con las variables asociadas al metabolismo acuático (p. ej., temperatura, COD y ORP; Figura 3 del capítulo IV) indican que la disponibilidad de MOD de origen alóctono determina espacial y temporalmente la

actividad metabólica acuática, y por ende, una parte considerable en la transformación y contenido de C disuelto en la red fluvial.

La conceptualización y modelación de los patrones longitudinales del C en el continuo fluvial, especialmente del C orgánico, ha avanzado de considerar cambios físicos específicos y unidireccionales (p. ej., *river continuum concept* o *spiraling concept*; Vannote et al. 1980; Newbold et al. 1982) a considerar múltiples elementos que interactúan multidireccionalmente (p. ej., *riverine ecosystem synthesis o heuristic concept*; Thorp et al. 2008; Battin et al. 2008). No obstante, considerar los patrones del C transportado en función de variables simples como el orden del río o el área de captación permite ajustar las estimaciones de C de manera práctica y con menor uso de recursos. Esto es especialmente relevante en las cuencas de difícil acceso o poco estudiadas, como es el caso de diversas cuencas tropicales (Maranger et al. 2018). En este sentido, la Figura 1 muestra la modelación longitudinal de la elevación, el área de captación acumulada y la variación de la concentración de las formas del C en la red fluvial del río Usumacinta. Esta modelación permitió observar la coincidencia del punto de inflexión, especialmente del C orgánico, en el final de la cuenca media y principio de la cuenca baja (≈ 370 km desde la desembocadura). La relación de estos rasgos geomorfológicos con la dinámica del C ha sido poco explorada a pesar de que puede servir como un indicador de la variación de la concentración del C a lo largo del continuo fluvial, como se ha sugerido en otras cuencas templadas (p. ej. Fluvià; Casas-Ruiz et al. 2020). Por lo que explorar sus implicaciones ecológicas y biogeoquímicas podría ayudar a entender los cambios del transporte de C.

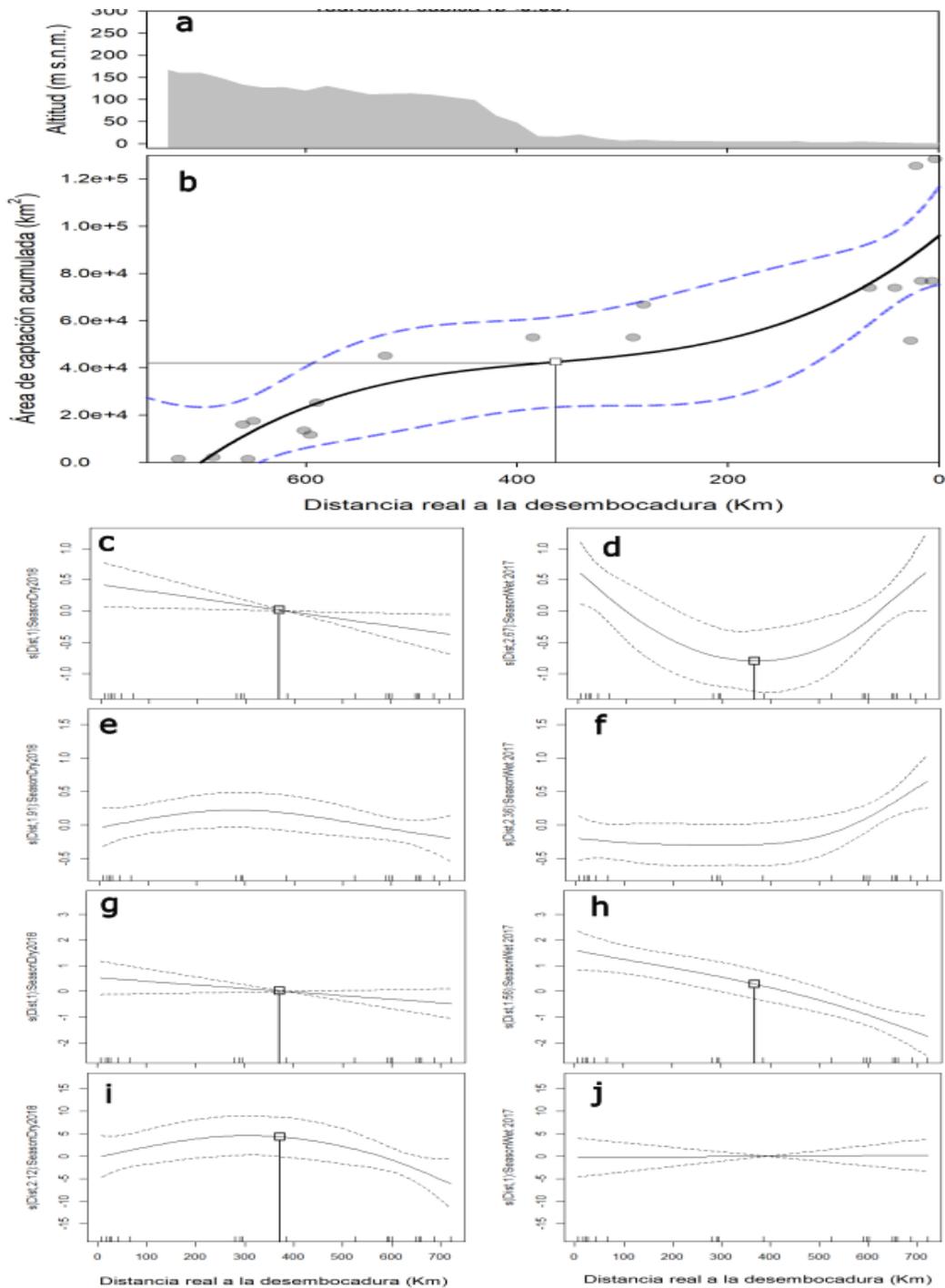


Figura 1 Relación de la geomorfología con la variación longitudinal de COP, CIP, COD y CID en la cuenca del río Usumacinta. (a) elevación y (b) área de captación acumulada (desde subtributarios [≈3.º orden] hasta desembocadura [≈7.º orden]) y concentración del (c y d) COP, (e y f) CIP, (g y h) COD y (i y j) CID en la temporada de lluvias y secas (respectivamente) en función de la distancia real a la desembocadura. Las líneas muestran el ajuste de modelos aditivos generalizados (usando el método *Restricted Maximum Likelihood*) y las líneas punteadas negras indican los intervalos de confianza (95 %).

Los resultados y conclusiones mostrados en esta tesis pueden ayudar a entender el ciclo regional del C en las redes fluviales tropicales considerando las siguientes implicaciones en los nuevos escenarios de cambio climático y de uso de suelo:

- La diferencia espacial de la variación estacional del C influye en el ingreso de C viejo al presupuesto moderno de C (p. ej., cambios en las tasas de erosión y exportación del C; Galy et al. 2015; Ward et al. 2017) y en la composición química del río (p. ej., pH). Estas diferencias deben aumentar ante eventos de precipitación intensos y cambiar la estructura y funcionamiento ecosistémico (p. ej., espiral de nutrientes; Thorp et al. 2008). Además, contrastar los efectos entre la agricultura y los humedales en la producción y transformación del C en el río puede delimitar el papel biogeoquímico del río.
- La medición *in situ* de la mineralización del C puede ayudar a evaluar el balance regional del C dada la relación entre la proporción DOC/DON/DOP y la mineralización potencial de C encontrada en este estudio. Por ejemplo, la exportación del C almacenado en los bosques a través de la deforestación en la cuenca puede influir en la actividad metabólica acuática. El aumento de la deforestación para el desarrollo de cultivos y la exportación de nutrientes derivada del uso de fertilizantes (p. ej. NPK, nitrogenados, fosfatados, etc.), que coincide con la temporada de lluvias (Ferat et al. 2020), son aspectos por considerar en futuras investigaciones.
- Este estudio identificó la dinámica del C entre las temporadas con mayor contraste hidrológico, pero ampliar la frecuencia del muestreo durante el año en sitios clave (p. ej., M5–M7, M10, B1, B2, B5, B6 y B7) puede mejorar la evaluación del transporte y flujos del C.

Referencias

- Battin, T. J., L. A. Kaplan, S. Findlay, C. S. Hopkinson, E. Marti, A. I. Packman, J. D. Newbold, and F. Sabater. 2008. Biophysical controls on organic carbon fluxes in fluvial networks. *Nat Geosci* 1: 95–100. doi:10.1038/ngeo101
- Casas-Ruiz, J. P., N. Catalán, L. Gómez-Gener, and others. 2017. A tale of pipes and reactors: Controls on the in-stream dynamics of dissolved organic matter in rivers. *Limnol Oceanogr* 62: S85–S94. doi:10.1002/lno.10471
- Casas-Ruiz, J. P., R. G. M. Spencer, F. Guillemette, and others. 2020. Delineating the Continuum of Dissolved Organic Matter in Temperate River Networks. *Global Biogeochem Cycles* 34. doi:10.1029/2019GB006495

- Chen, S., J. Zhong, S. Li, L. Ran, W. Wang, S. Xu, Z. Yan, and S. Xu. 2021. Multiple controls on carbon dynamics in mixed karst and non-karst mountainous rivers, Southwest China, revealed by carbon isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\Delta^{14}\text{C}$). *Science of The Total Environment* 791: 148347. doi:10.1016/j.scitotenv.2021.148347
- Ferat, M. A., Galaviz Villa, I., & Partida Sedas, S. (2020). Evaluation of nitrogen and total phosphorus in agricultural runoff in the lower basin of the Usumacinta River (Tabasco, México). *Ecosistemas*, 29(1), 1–5. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1879>
- Galy, V., Peucker-Ehrenbrink, B., & Eglinton, T. (2015). Global carbon export from the terrestrial biosphere controlled by erosion. *Nature*, 521(7551), 204–207. <https://doi.org/10.1038/nature14400>
- Juhlke, T. R., R. Van Geldern, F. Huneau, E. Garel, S. Santoni, H. Hemmerle, and J. A. C. Barth. 2019. Riverine carbon dioxide evasion along a high-relief watercourse derived from seasonal dynamics of the water-atmosphere gas exchange. *Science of the Total Environment* 657: 1311–1322. doi:10.1016/j.scitotenv.2018.12.158
- Keller, C. K. 2019. Carbon Exports from Terrestrial Ecosystems: A Critical-Zone Framework. *Ecosystems* 1–15. doi:10.1007/s10021-019-00375-9
- Lauerwald, R., J. Hartmann, W. Ludwig, and N. Moosdorf. 2012. Assessing the nonconservative fluvial fluxes of dissolved organic carbon in North America. *J Geophys Res Biogeosci* 117: 1027. doi:10.1029/2011JG001820
- Lewis, W. M. 2008. Physical and Chemical Features of Tropical Flowing Waters, p. 1–21. In D. Dudgeon [ed.], *Tropical Stream Ecology*. Elsevier.
- Li, M., C. Peng, M. Wang, W. Xue, K. Zhang, K. Wang, G. Shi, and Q. Zhu. 2017. The carbon flux of global rivers: A re-evaluation of amount and spatial patterns. *Ecol Indic* 80: 40–51. doi:10.1016/j.ecolind.2017.04.049
- Ludwig, W., and J. L. Probst. 1998. River sediment discharge to the oceans: Present-day controls and global budgets. *Am J Sci* 298: 265–295. doi:10.2475/ajs.298.4.265
- Maranger, R., S. E. Jones, and J. B. Cotner. 2018. Stoichiometry of carbon, nitrogen, and phosphorus through the freshwater pipe. *Limnol Oceanogr Lett* 3: 89–101. doi:10.1002/lol2.10080
- Mbaye, M. L., A. T. Gaye, A. Spitzky, K. Dähnke, A. Afouda, and B. Gaye. 2016. Seasonal and spatial variation in suspended matter, organic carbon, nitrogen, and nutrient concentrations of the Senegal River in West Africa. *Limnologia* 57: 1–13. doi:10.1016/j.limno.2015.12.003
- Meybeck, M. 2005. Origins and Behaviors of Carbon Species in World Rivers, p. 209–238. In E.J. Roose, R. Lal, C. Feller, B. Barthes, and B.A. Stewart [eds.], *Soil Erosion and Carbon Dynamics*. CRC Press.
- Moreira-Turcq, P., M. P. Bonnet, M. Amorim, M. Bernardes, C. Lagane, L. Maurice, M. Perez, and P. Seyler. 2013. Seasonal variability in concentration, composition, age, and fluxes of particulate organic carbon exchanged between the floodplain and Amazon River. *Global Biogeochem Cycles* 27: 119–130. doi:10.1002/gbc.20022
- Moreira-Turcq, P., P. Seyler, J. L. Guyot, and H. Etcheber. 2003. Exportation of organic carbon from the Amazon River and its main tributaries. *Hydrol Process* 17: 1329–1344. doi:10.1002/hyp.1287
- Newbold, J. D., P. J. Mulholland, J. W. Elwood, and R. V. O'Neill. 1982. Organic Carbon Spiralling in Stream Ecosystems. *Oikos* 38: 266. doi:10.2307/3544663

- Nkoue Ndondo, G. R., J.-L. Probst, J. Ndjama, and others. 2021. Stable Carbon Isotopes $\delta^{13}\text{C}$ as a Proxy for Characterizing Carbon Sources and Processes in a Small Tropical Headwater Catchment: Nsimi, Cameroon. *Aquat Geochem* 27: 1–30. doi:10.1007/s10498-020-09386-8
- Raymond, P. A., J. E. Saiers, and W. V. Sobczak. 2016. Hydrological and biogeochemical controls on watershed dissolved organic matter transport: pulse-shunt concept. *Ecology* 97: 5–16. doi:10.1890/14-1684.1
- Shi, J., B. Wang, F. Wang, and X. Peng. 2018. Sources and fluxes of particulate organic carbon in the Wujiang cascade reservoirs, southwest China. *Inland Waters* 8: 141–147. doi:10.1080/20442041.2018.1443551
- Shin, W. J., G. S. Chung, D. Lee, and K. S. Lee. 2011. Hydrology and Earth System Sciences Dissolved inorganic carbon export from carbonate and silicate catchments estimated from carbonate chemistry and $\delta^{13}\text{C}$ DIC. *Hydrol. Earth Syst. Sci* 15: 2551–2560. doi:10.5194/hess-15-2551-2011
- Strohmeier, S., K.-H. Knorr, M. Reichert, S. Frei, J. H. Fleckenstein, S. Peiffer, and E. Matzner. 2013. Concentrations and fluxes of dissolved organic carbon in runoff from a forested catchment: insights from high frequency measurements. *Biogeosciences* 10: 905–916. doi:10.5194/bg-10-905-2013
- Syvitski, J. P. M., S. Cohen, A. J. Kettner, and G. R. Brakenridge. 2014. How important and different are tropical rivers?-An overview. *Geomorphology* 227: 5–17. doi:10.1016/j.geomorph.2014.02.029
- Tao, S., T. I. Eglinton, L. Zhang, Z. Yi, D. B. Montluçon, C. McIntyre, M. Yu, and M. Zhao. 2018. Temporal variability in composition and fluxes of Yellow River particulate organic matter. *Limnol Oceanogr* 63: S119–S141. doi:10.1002/lno.10727
- They, N. H., A. M. Amado, and J. B. Cotner. 2017. Redfield Ratios in Inland Waters: Higher Biological Control of C:N:P Ratios in Tropical Semi-arid High Water Residence Time Lakes. *Front Microbiol* 8: 1505. doi:10.3389/fmicb.2017.01505
- Thorp, J. H., M. C. Thoms, and M. D. Delong. 2008. *The Riverine Ecosystem Synthesis Toward Conceptual Cohesiveness in River Science*, 1st ed. J.H. Thorp [ed.]. Elsevier.
- Vannote, R. L., G. W. Minshall, K. W. Cummins, J. R. Sedell, and C. E. Cushing. 1980. The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 130–137. doi:10.1139/f80-017
- Ward, N. D., T. S. Bianchi, P. M. Medeiros, M. Seidel, J. E. Richey, R. G. Keil, and H. O. Sawakuchi. 2017. Where Carbon Goes When Water Flows: Carbon Cycling across the Aquatic Continuum. *Front Mar Sci* 4. doi:10.3389/fmars.2017.00007
- Ziegler, A. D., S. G. Benner, M. L. Kunkel, V. X. H. Phang, M. Lupascu, and C. Tantasirin. 2016. Particulate carbon and nitrogen dynamics in a headwater catchment in Northern Thailand: hysteresis, high yields, and hot spots. *Hydrol Process* 30: 3339–3360. doi:10.1002/hyp.10840

6. Conclusiones generales

- Dependiendo de la escala espacial, la cobertura relativa de los bosques y zonas urbanizadas promueven el aumento del COP en la temporada de lluvias, mientras que el relieve incrementa el cambio hidrológico estacional del CIP. A su vez, las tierras de cultivo y la vegetación de humedales promueven un aumento de COD en la temporada de lluvias y del CID en la temporada de secas, independientemente de la escala espacial. Al ser una cuenca dominada por los procesos de disolución, el procesamiento y almacenamiento del C orgánico en humedales desempeñó un papel clave en la transformación y presupuesto del C.
- El transporte del C cambia entre las cuencas media y baja. Por un lado, la cuenca media moviliza COP, CIP, COD y CID, especialmente la fracción disuelta, en la temporada de lluvias cuando hay mayor erosión, escorrentía y conectividad hidrológica. Por otro lado, la cuenca baja actuó como zona de depósito y retención del COP, CIP, COD y CID, especialmente en la temporada de lluvias, lo cual se asoció con las zonas de humedales y llanuras de inundación. La retención del CID, el aumento de la temperatura y la disminución del pH en la cuenca baja sugieren que el CID se desgasifica (i.e., evasión de CO₂ y CH₄) considerablemente antes de la desembocadura. Así, la cuenca baja disminuye significativamente la concentración de COP, CIP, COD y CID que se descarga al océano.
- En general, el COP comprende C derivado de partículas de vegetación terrestre y algas en la temporada de secas y por partículas de materia orgánica proveniente del suelo, especialmente de restos de vegetación posiblemente poco degradados, en la temporada de lluvias. Esta señal fue mayor en los tributarios con mayor cobertura boscosa (p. ej., Lacantún). Asimismo, las cuencas tributarias con mayor perturbación (p. ej., Chixoy y Pasión) presentaron un incremento en el contenido de C autóctono derivado de las algas, el cual se dispersó hacia el cauce principal. Finalmente, se presentó un mayor desarrollo de algas en la cuenca baja, especialmente cerca de la desembocadura y en la temporada de secas.
- La pérdida de C a través de la mineralización aumentó cuando la MOD una relación COD/NOD mayor estuvo disponible para los microorganismos. Esta pérdida, a su vez,

reduce las relaciones COD/NOD y COD/FOD al liberar CO₂. Las diferencias en la composición elemental de la MOD fueron principalmente espaciales, siendo más grandes en la zona de las selvas tropicales posiblemente por el ingreso de MOD alóctona. En la temporada de secas, la fracción particulada de las muestras (SST y %OC) evidenció una mayor disponibilidad de fuentes de origen autóctono, lo cual correspondió con un mayor consumo de COD y consecuentemente la producción de NO₃⁻ y NH₄⁺. Por el contrario, el flujo alto de agua en la temporada de lluvias disminuyó la disponibilidad de la MOD en las muestras por dilución, reduciendo la mineralización de C y su variación entre los sitios. Así, la MOD de origen autóctono parece estar más relacionada con la inmovilización de C en la biomasa durante el metabolismo microbiano que con la mineralización de C.

- El procesamiento del COD fue activo en gran parte de la red fluvial del Usumacinta. En contraste con el procesamiento limitado del COD reportado en otros sistemas templados, la producción primaria y especialmente la respiración en la columna de agua modificaron la cantidad del COD. Particularmente, la producción de CO₂ derivada del metabolismo acuático dependió de la temporada hidrológica, siendo más importante en la temporada de lluvias. No obstante, la heterogeneidad espacial reguló en mayor medida el flujo y la evasión del CO₂ acuático comparado con la variación temporal. En particular, los ríos sub-tributarios y tributarios en la cuenca media mostraron una variación mayor en la magnitud y sentido del intercambio acuático-atmosférico de CO₂.